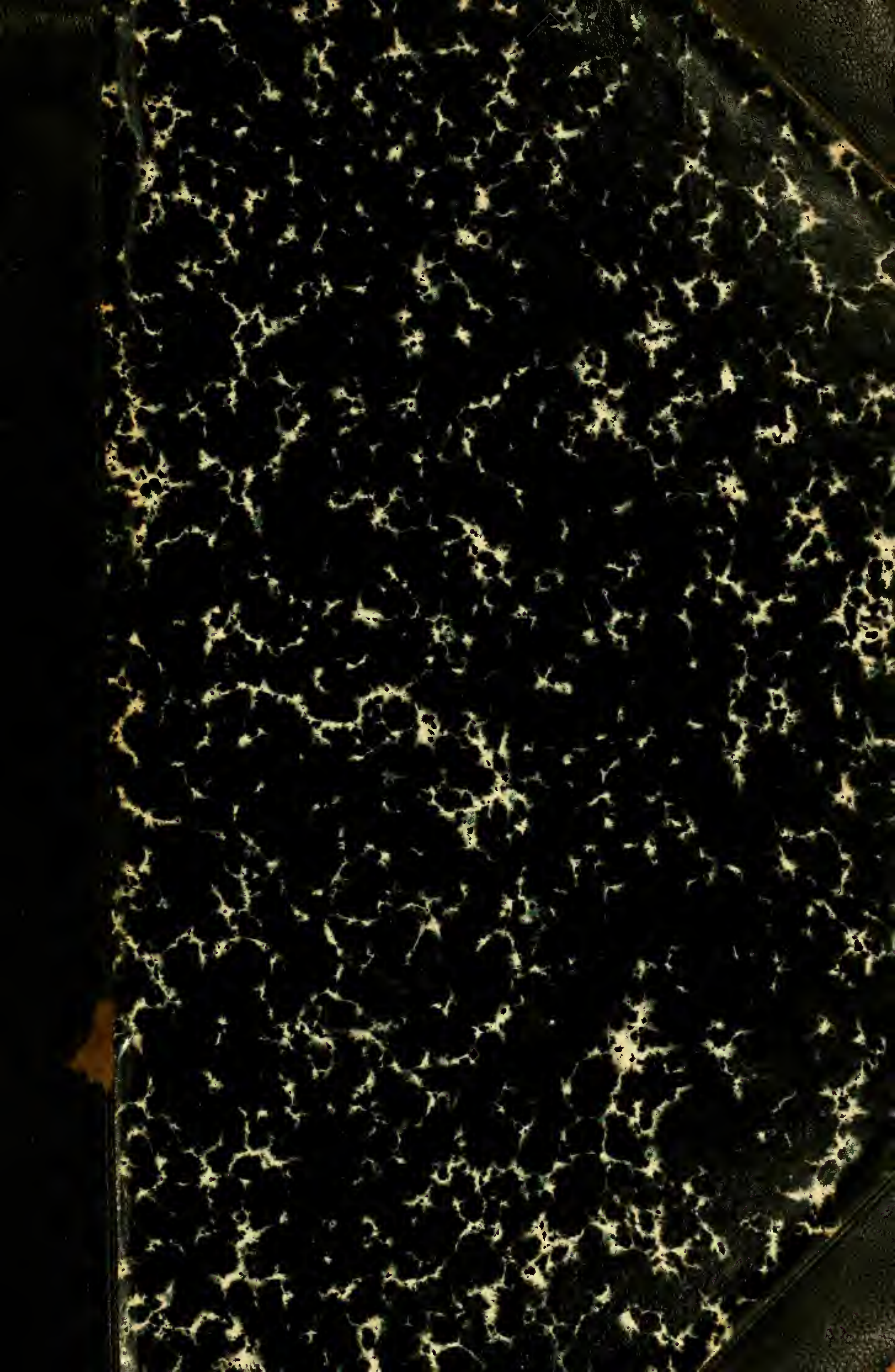


LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXIX

1er FASCICULE

Recherches sur les Dipteres a larves entomobies.
II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dependances, les degâts indirects du parasitisme,
par J. PANTEL.

Prix : 32 francs.

LIERRE
Typ de JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, Libraire,
rue de la Monnaie.

1913

RECHERCHES

SUR LES

DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES

II. Les enveloppes de l'oeuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme,

PAR

J. PANTEL.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE GEMERT.

(Mémoire déposé le 28 avril 1912.)

RECHERCHES SUR LES DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES.

II. [1] Les enveloppes de l'œuf avec les formations qui en dépendent, les dégâts indirects du parasitisme.

INTRODUCTION.

Les deux questions qui font l'objet de ce travail n'ont entre elles aucun lien particulier; elles ne se trouvent réunies ici que par suite de circonstances extrinsèques. Primitivement destinées à être incorporées au mémoire précédent, l'une à titre de complément histologique de l'appareil reproducteur femelle, l'autre comme partie intégrante de la réaction de l'hôte au parasitisme, elles ont dû prendre une extension qui s'accommodait mal du cadre primitif et a paru justifier une publication à part. Toutefois, au lieu d'en faire deux mémoires entièrement autonomes, on les traitera simplement comme deux sections d'un même mémoire.

Ces deux questions sont d'ordre assez général. Aussi, bien que le matériel utilisé ait été emprunté de préférence aux diptères à larves entomobies ou aux hôtes de ces larves, on ne s'est pas interdit, dans le but d'éclaircir des points douteux ou pour assurer aux conclusions une base plus large, des rapprochements objectifs avec des types d'autres groupes.

Un coup d'œil sur la table analytique renseignera suffisamment sur l'ensemble des points traités, sans qu'il soit nécessaire de les détailler ici.

Maison d'études philosophiques et scientifiques, S. J.
Gemert (Hollande), avril 1912.

(1) I, La Cellule, t. XXVI.

PREMIÈRE SECTION.

Enveloppes de l'œuf et leurs dépendances.

Les enveloppes de l'œuf, membrane vitelline et chorion, seront étudiées tout d'abord dans leurs traits fondamentaux, tant au point de vue de la structure définitive qu'à celui du développement; c'est l'objet d'un premier chapitre. Diverses formations dépendant de ces enveloppes, tels les dispositifs destinés à assurer le collage, même chez des espèces prises en dehors des Muscides, l'appareil micropylaire, les parties du chorion plus ou moins nettement individualisées en organes respiratoires chez les Muscides, fourniront la matière des chapitres suivants. Plusieurs de ces structures semblent avoir attiré à peine l'attention des entomotomistes et si quelques-unes, comme l'appareil micropylaire, ont été souvent étudiées, même chez les Muscides, elles n'en demeurent pas moins un champ toujours incomplètement exploré; inutile d'ajouter que la contribution apportée par ce travail, malgré l'apport d'un certain nombre de données paraissant nouvelles, n'a pas la prétention de lui faire perdre ce caractère.

En vue des désignations abrégées qui pourront être employées çà et là dans les descriptions, il semble utile de donner ici, une fois pour toutes, la nomenclature régulière des espèces utilisées.

Diptères.

Bigonichæta setipennis Fall.
Blepharidea vulgaris Fall.
Calliphora erythrocephala Meig.
Carcelia cheloniæ Rnd.
Compsilura concinnata Meig.
Cyrtophlebia elata Meig.
» *ruricola* Meig.
Echinomyia fera L.
Fausta radicum (F.) B.B.
Frontina læta Meig.
Gonia atra Meig.
Gymnosoma rotundatum L.
Lucilia sp.
Meigenia floralis Meig.
Micropalpus pudicus Rnd.
Miltogramma Germari Meig.
Nemorilla maculosa Meig.
Onesia sepulcralis Meig.
Paraplagia trepida Meig.
Plagia ruralis Fall.
Ptychomyia selecta Meig.
Tricholyga major B.B.
Vibrissina demissa Rnd.
Winthemyia 4-pustulata F.
Xysta holosericea F.

Hyménoptères.

Apis ligustica Spin.
Odynerus nidulator Sss.

CHAPITRE I.

Données générales sur les enveloppes de l'œuf.

A. Membrane vitelline.

a. Définition, existence chez les Muscides.

Suivant ce qui se fait dans les meilleurs traités généraux et pour se placer tout de suite sur un terrain probablement accepté de tous, c'est d'après l'œuf mûr, prêt à descendre ou déjà descendu de l'ovariole, qu'il convient de caractériser la membrane vitelline. Dans leur ouvrage classique d'embryologie des invertébrés, KORSCHELT et HEIDER (90) la définissent pour l'œuf mûr d'insecte en général comme une mince enveloppe d'aspect homogène, et par là distincte du chorion qui est d'ordinaire ouvragé, recouvrant immédiatement le vitellus; ils éclairent leur définition par une figure empruntée à l'œuf même de *Musca*, où ils ont synthétisé les données de HENKING et de BLOCHMANN (op. cit., p. 762, fig. 471).

Cette manière de définir par des caractères d'état final n'est pas seulement légitime, elle s'impose si l'on veut parler de la chose que MEISSNER (54) a découverte précisément dans l'œuf de mouche et qu'il a désignée du nom de *membrane vitelline*.

Chez les Muscides étudiées dans ce travail, une telle enveloppe existe toujours. Dans l'œuf vivant, elle est en contiguité avec l'ovoplasme en dedans, et avec le chorion en dehors; mais dans le matériel fixé ces rapports sont rarement respectés. Le plus souvent on trouve que la membrane vitelline demeure adhérente à l'œuf en se séparant du chorion, FIG. **6**, **54**, **58**, **62**, **95**, *mv*, si bien qu'on peut pratiquement utiliser cette circonstance, ainsi que l'a fait ESCHERICH (00) dans son étude de l'embryogénie des Muscides, pour faciliter l'enlèvement de la coquille. Le cas inverse peut se présenter aussi, la membrane vitelline restant accolée à la face interne du chorion, tandis que l'ovoplasme se rétracte, FIG. **29**, **34**; il devient très difficile alors de la distinguer et de l'identifier comme formation autonome. Dans d'autres cas, enfin, elle est déprise à la fois du chorion et de l'ovoplasme. Comme les trois conditions peuvent être réalisées dans divers œufs d'une même coupe d'ovaire (*Echinomyia fera*, par ex.), on acquiert la con-

viction qu'une membrane vitelline peut très bien exister dans des œufs où l'œil ne voit distinctement au-dessus de l'ovoplasme qu'une enveloppe choriale, FIG. 34.

Les rapports intimes avec le chorion et l'ovoplasme ne sont pas absolument les mêmes : avec le chorion il y a au plus contiguïté; avec la couche périphérique de l'ovoplasme il semble qu'il faille admettre une continuité, en sorte que la séparation comporte la rupture de travées unissantes; les traces de la déchirure disparaissent néanmoins d'ordinaire par un effet d'élasticité ou de tension superficielle et les surfaces s'égalisent, aussi bien sur la membrane vitelline que sur l'ovoplasme.

Conformément à la remarque faite par tous les auteurs, la membrane vitelline est mince et, dans la très grande généralité des œufs, homogène. Dans les cas où elle demeure adhérente à l'ovoplasme, sa souplesse lui permet d'en accompagner la surface dans toutes ses déformations. Cela ne l'empêche pas d'être assez résistante pour constituer, chez les Muscides (et aussi chez les Apides), une protection d'autant plus nécessaire que le chorion est souvent peu consistant par lui-même.

Durant le développement embryonnaire, cette fine enveloppe se double intérieurement d'une mince cuticule élaborée par la séreuse et ensemble les deux formations constituent la pellicule unique en apparence qui est exuviée au moment de l'éclosion. On conserve assez communément à ce complexe le nom du plus ancien constituant, en le désignant simplement sous l'appellation de membrane vitelline. C'est un premier tégument dont le contour est celui de l'œuf et qui impose à la jeune larve une forme en réalité étrangère, sa forme propre ne devant apparaitre que grâce à l'ecdyse contemporaine de l'éclosion. Ainsi s'expliquent les différences d'aspect entre une larve réellement éclose et une larve éclose en apparence, par le fait de la rupture du chorion, mais en réalité encore emprisonnée dans la membrane vitelline.

La résistance de la membrane vitelline vis-à-vis des agents chimiques est très comparable à celle des coquilles minces. Quelques essais exécutés sur des coupes d'ovaires de *Meigenia* et d'*Apis*, donc sur du matériel préalablement fixé, ont montré qu'elle ne se dissout pas dans la potasse bouillante à 25 °/₀. Mais il faudrait des recherches plus précises et répétées comparativement sur des cuticules proprement dites d'une part, sur des coques d'autre part pour établir ses rapports chimiques avec la chitine et la chorionine.

b. Premier rudiment et modifications subséquentes.

La membrane vitelline fait son apparition assez longtemps avant le chorion, à une époque relativement fixe, lorsque la résorption des grandes cellules nourricières devenue rapide est déjà avancée. Elle se montre sous la forme d'une mince couche de substance brillante, assez souvent irrégulière, s'interposant entre l'ovocyte et l'épithélium choriogène. Chez les Muscides, où à cette époque la chambre ovocytique est encore largement ouverte du côté des nourricières, elle se forme d'abord latéralement et en arrière, pour ne se compléter en avant que plus tard, ainsi que nous aurons à le constater en étudiant le micropyle. Chez d'autres types, où l'épithélium choriogène constitue autour de l'ovocyte un revêtement complet, c'est plutôt par devant que commence la formation (Mellifères).

De son état initial à son état final, cette enveloppe traverse deux périodes très distinctes : une période d'accroissement de substance et d'augmentation d'épaisseur, au terme de laquelle elle est souvent plus épaisse que le chorion définitif; une période de condensation avec diminution d'épaisseur, se terminant à l'état de choses qui a été pris pour base de la définition, au paragraphe précédent.

Durant sa phase d'accroissement, la membrane jeune est constituée par une substance visqueuse fondamentalement homogène, ce caractère n'excluant pas toujours certaines apparences qui peuvent s'interpréter comme des indices d'une structure au moins ébauchée, le plus souvent temporaire.

La viscosité se manifeste assez fréquemment par un accident de technique déjà remarqué par Korschelt (87*a*) chez *Musca*, visible dans les fig. **70** et **85**, respectivement en *cl* et *mv*. Il consiste en ce que, lors de la rétraction occasionnée par les réactifs, la membrane demeure adhérente à la fois à l'épithélium choriogène et à l'ovoplasme, mais en s'étirant dans le sens de la traction qu'elle subit et en se décomposant en colonnettes filamenteuses de direction perpendiculaire. Korschelt a interprété très justement ces images comme un indice de viscosité, mais la formation qui les présente est pour lui le chorion, non la membrane vitelline. Nous reviendrons plus loin sur cette opinion du savant professeur de Marbourg.

L'homogénéité est le plus souvent complète, soit que la membrane se montre limitée en dehors et en dedans par des surfaces lisses, fig. **56**, **62**... *mv*, soit qu'elle émette par sa face interne des expansions qui plongent dans l'ovoplasme en perdant progressivement leurs caractères, fig. **59**. Dans

ce dernier cas les expansions s'interposent entre des gouttelettes probablement graisseuses qui disparaissent dans les traitements en laissant leur moule sous forme de soufflure.

Les modifications tendant à introduire de l'hétérogénéité et des apparences de structure sont de plusieurs sortes.

Dans un petit nombre de cas on trouve que la membrane offre une zone intermédiaire plus lâche, comprise entre deux zones limites plus condensées, FIG. 60, *mv*. C'est un état essentiellement contingent qui est loin d'être réalisé chez tous les œufs d'une même coupe *(Fausta radicum)*.

Beaucoup plus fréquemment, on observe dans l'épaisseur même de la membrane vitelline des soufflures bulleuses entièrement pareilles à celles qui déterminent les inégalités superficielles, ou qui parsèment le deutoplasme, et dues probablement comme elles à la dissolution de gouttelettes grasses, FIG. 66. Ces vacuoles sont très inégales entre elles et très irrégulièrement disséminées, FIG. 64, 57, *mv*. Il n'est pas rare néanmoins que leur distribution soit influencée par les cellules épithéliales au point que, sur des coupes tangentielles où elles sont vues de face, elles laissent reconnaître un polygonage plus ou moins manifeste, FIG. 65. Les cellules épithéliales peuvent d'ailleurs influencer l'épaisseur totale, celle-ci demeurant plus faible au-dessous des membranes latérales qu'en regard des corps cytoplasmiques.

Enfin, au lieu de se montrer bulleuse, la substance de la membrane vitelline peut se décomposer dans le sens de la hauteur en lanières d'épaisseur inégale, d'allure irrégulière, simulant une sorte de velours qui ne se montre, il est vrai, que çà et là. Lorsque cette modification coexiste avec la diminution de l'épaisseur sous les membranes de contour, les coupes perpendiculaires offrent une série de festons tantôt pleins, tantôt frangés, dont la FIG. 69 peut donner une idée.

En résumé, la formation considérée comme le rudiment de la membrane vitelline offre un ensemble de caractères très différents de ceux de la membrane vitelline définitive : au lieu de la pellicule limitée par des surfaces lisses et homogène dont il a été question au paragraphe précédent, on a ici une membrane souvent très épaisse, inégale, quelquefois bulleuse, marquée d'un aréolage correspondant aux cellules épithéliales, ou même décomposée dans le sens de la hauteur en un velours grossier. Toutefois, les accidents décrits sont trop irréguliers et trop inconstants pour conditionner une structure proprement dite comparable à celle du chorion. Ces accidents d'ailleurs sont temporaires.

A mesure que l'on étudie des chambres ovocytiques de plus en plus âgées, on voit les caractères de la forme jeune s'effacer pour faire place à ceux de la forme adulte. La transformation coïncide en très gros et dans la grande majorité des cas avec l'apparition du chorion; elle consiste en ce que la membrane dans son ensemble

1° diminue d'épaisseur au lieu de continuer de s'accroître,

2° se régularise et devient homogène.

Ces deux effets se ramènent au fond à une condensation de substance accompagnée, quand il y a lieu, d'une expulsion des gouttelettes graisseuses.

Il existe donc une opposition marquée entre les deux phases qui se partagent le développement global de la membrane vitelline : la première est une période de formation de matériaux, caractérisée par une grande épaisseur et une faible consistance; la seconde une période de maturation, caractérisée par une condensation entraînant une diminution d'épaisseur.

La continuité est complète entre les états décrits, et par là se trouve fixée la signification des stades jeunes. Mais il faut convenir que ceux-ci, pris seuls, en imposeraient aisément pour des formations d'une autre nature.

c. **Provenance.**

La membrane vitelline est-elle une production propre de l'ovocyte, ou une production de l'organe maternel, ou bien, car on doit songer encore à une troisième provenance possible, dérive-t-elle à la fois de l'ovocyte et de l'épithélium choriogène?

On sait que Meissner (54) a été le premier à la rapprocher d'une membrane cellulaire et à l'interpréter comme la membrane de la cellule-œuf. Weismann (64), quelques années après lui, se prononça avec encore plus de décision dans le même sens, toujours à propos des Muscides, reportant sur la différence d'origine les différences de structure offertes en général par la membrane vitelline et le chorion; la membrane vitelline « muss als eine Verdichtung und Erhärtung der oberflächlichen Dotterschicht angesehen werden » (op. cit., p. 46).

Les idées de ces premiers observateurs ont été généralement acceptées par les entomo-embryologistes et leur sont devenues familières à ce point que souvent ils définissent la membrane vitelline par son origine ovulaire,

sans même examiner si l'œuf s'entoure toujours d'une membrane proprement dite. C'est définir par un caractère supposé, mais ni évident ni démontré. Lorsque Meissner a appelé *membrane vitelline* la mince enveloppe dont il constatait l'existence au-dessous du chorion, dans l'œuf de mouche, il a nommé une réalité objective qui doit dans tous les cas garder son étiquette originelle; lorsqu'il a dit que cette enveloppe était d'origine ovulaire, il a émis une hypothèse qui pourra être acceptée ou rejetée suivant les exigences des faits.

Personne, semble-t-il, n'a attribué à l'épithélium seul la production de la membrane vitelline reçonnue comme telle. Quant à l'idée d'une provenance mixte, elle est acceptée en principe par Gross (00), dont les recherches étendues sur l'ovaire des Insectes se placent à un bon rang à côté de celles de Leuckart et de Korschelt. Tout en admettant l'origine ovulaire de la membrane vitelline, cet observateur ne considère pas comme exclue toute participation des cellules épithéliales à son développement.

Telle est aussi la manière de voir qui semble répondre le mieux à l'ensemble des faits relevés au cours des présentes recherches.

Parmi les faits dont il faut tenir compte dans cette question, il y en a un qui semblerait au premier aspect la trancher en faveur de l'origine épithéliale. C'est le fait que, chez les Muscides et les autres diptères dont la chambre ovocytique reste longtemps ouverte du côté de la chambre nourricière, le rudiment de la membrane vitelline ne se constitue pas en avant tant que les cellules appelées à former le micropyle ne sont pas venues s'interposer entre les cellules nourricières et l'ovocyte, mais apparaît dès que ces éléments sont en place [1]. Ne doit-on pas en conclure que la substance de la jeune membrane vitelline provient uniquement des cellules épithéliales? Non. La seule conclusion légitime est que la formation de cette substance exige le contact réciproque de l'ovocyte et des cellules épithéliales, soit qu'elle dépende d'une activité unilatérale, mais subordonnée à une excitation émanée de l'autre espèce de cellule, soit qu'elle représente un produit rigoureusement mixte. S'il est très vrai que l'ovocyte n'élabore pas la substance en question par les points de sa surface qui n'ont pas le contact des cellules épithéliales, il n'est pas moins vrai que celles-ci ne l'élaborent pas

[1] Le processus intéressant grâce auquel se complète l'enveloppe épithéliale de l'ovocyte a été tiré au clair par Gross (03) pour les *Tabanidæ;* chez les *Muscidæ* les choses se passent de la même manière, ainsi que nous le verrons plus loin.

davantage partout où elles n'ont pas le contact de l'ovocyte; témoin les cellules micropylaires qui sont demeurées inactives tant qu'elles sont restées loin de l'ovocyte; témoin encore les autres cellules épithéliales de la chambre nourricière, qui demeurent indéfiniment nues parce qu'elles n'ont jamais ce contact. Le fait analysé est donc insuffisant pour décider la question, mais on voit sans peine que l'idée d'une origine mixte est bien celle qui s'accorde le mieux avec ces circonstances de détail.

Des faits qui ne permettent guère de mettre en doute une intervention active de l'ovocyte, dans la production de la membrane vitelline jeune, ce sont : 1° le passage graduel des caractères de cette membrane à ceux de l'ovoplasme, 2° l'absence d'une structure vraie. Une transition graduelle paraît indéniable dans un très grand nombre de cas, dont la FIG. 66 peut donner une idée. L'absence d'une structure vraie, régulière dans ses détails et permanente, comme celles qui paraissent caractériser les formations dues aux seules cellules épithéliales, est trop manifeste, après ce qui a été dit, pour qu'il y ait lieu d'y insister.

D'autre part, l'intervention de l'épithélium peut être appuyée non seulement sur le fait déjà discuté que le premier rudiment de la membrane vitelline apparait seulement au contact des cellules épithéliales, mais encore sur certaines images où l'on peut remarquer un certain dualisme structural, qui pourrait bien répondre à un dualisme génétique. Ce dualisme, il est vrai, n'est pas très manifeste dans les Muscides et les Mellifères étudiés dans ce travail; c'est tout au plus si, dans quelques cas plutôt exceptionnels où les vacuoles bulleuses de l'ovocyte forment une couche périphérique continue, ces vacuoles peuvent se montrer accidentellement très aplaties, au point de faire apparaitre du côté de l'ovoplasme comme une membranule qui serait réunie par des ponts au rudiment de la membrane vitelline, FIG. 67; et il faut se hâter d'ajouter que le rapprochement de telles images avec d'autres, FIG. 61, où il y a passage à la disposition ordinaire, et cette circonstance qu'elles ont été vues sur du matériel traité par le FLEMMING, qui semble avoir produit une condensation prématurée du rudiment, ne permettent pas de leur reconnaitre une grande valeur dans la question. Par contre, dans une Stratiomyide indéterminée (du g. *Stratiomyia* probablement), la formation correspondante à ce qui vient d'être décrit comme membrane vitelline jeune est vraiment complexe : on y distingue en coupe une zone moyenne de très fines mailles, une zone externe en forme de velours irrégulier et une interne presque homogène. Cet

état de choses s'expliquerait assez bien dans l'idée que la membrane vitelline serait formée simultanément par l'ovocyte, du côté interne, par l'épithélium, du côté externe, et que la division du travail formateur, ordinairement dissimulée par une sorte de fusion des produits, pourrait demeurer distincte dans certains cas; la couche intermédiaire ne serait alors qu'une zone indivise, formée tout au début du travail commun.

d. Membrane vitelline et endochorion.

Dans son travail bien connu sur les enveloppes de l'œuf, Korschelt (87 a) considère comme membrane vitelline, chez *Notonecta glauca*, une formation identique de caractères avec celle qui vient d'être décrite sous le même nom, d'après les Muscides et les Mellifères. Sans y insister, il admet en effet deux états successifs de la membrane vitelline : l'un dans lequel elle est plus irrégulière et comme confluente intérieurement avec les corpuscules vitellins, un autre dans lequel elle montre un double contour. Des coupes de *Vanessa urticæ* et de *Lycus aurora*, relatives à un stade assez avancé, sont d'autre part interprétées très justement comme montrant à la fois le chorion et la membrane vitelline, bien que celle-ci soit encore incomplètement condensée (op. cit., fig. 35 et 42).

Mais lorsqu'il est question d'expliquer une figure entièrement comparable de *Bombus lapidarius*, fig. 56, l'auteur appelle *endochorion* chez l'hyménoptère ce qu'il avait appelé *membrane vitelline* chez le lépidoptère et le coléoptère; et chez *Musca*, dont il n'a étudié qu'un stade jeune, à une enveloppe unique, pareille à celle de *Notonecta*, cette enveloppe est également interprétée comme endochorion.

Ce n'est pas d'ailleurs sans une sérieuse discussion des motifs que Korschelt se décide pour ce parti; il envisage expressément l'hypothèse où la formation épaisse, colorable, qu'il considère comme couche interne du chorion, serait simplement la membrane vitelline; mais il croit devoir l'écarter, soit pour n'avoir pas rencontré simultanément les deux enveloppes bien caractérisées, soit parce que la formation en litige lui a présenté un carrelage, « eine ausgeprägte Felderung », qui n'aurait jamais été observée chez une membrane vitelline vraie.

A cela on ne peut pas ne pas répondre tout d'abord que les raisons trouvées bonnes dans le cas de *Lycus*, pour justifier l'identification avec la

membrane vitelline, doivent l'être dans celui de *Bombus*. Dans ce dernier type et dans les types analogues, comme *Apis*, on observe aisément suivant l'âge étudié : 1° tout d'abord le rudiment en litige seul, 2° un peu plus tard ce même rudiment auquel est apposé en dehors un chorion caractérisé (fig. 56 de KORSCHELT), 3° dans l'œuf tout à fait mûr le même chorion avec le même rudiment condensé, sans troisième membrane qui serait la véritable membrane vitelline formée tardivement, comme le suppose l'auteur; c'est la principale raison pour laquelle le rudiment doit être tenu pour le premier état de cette membrane. Quant à l'apparence de carrelage, je n'ai pu en trouver aucun indice chez *Bombus terrestris*, même en examinant des fragments de membrane correctement colorés et se présentant de face. S'il existe chez *B. lapidarius*, ce ne peut être qu'une image comparable à celle dont il a été question plus haut au sujet de *Compsilura*, due à une pseudostructure qui, au lieu de plaider pour la nature choriale de la formation, est plutôt faite pour l'exclure.

Toutes ces remarques sont identiquement applicables à *Musca*.

Il suit de là que d'importantes réserves doivent être introduites dans les conclusions générales de KORSCHELT en tant qu'elles contredisent celles de LEUCKART relativement aux époques d'apparition respectives de la membrane vitelline et du chorion. Tandis que pour LEUCKART la membrane vitelline précède en général le chorion, KORSCHELT énumère une série d'espèces chez lesquelles cet ordre d'apparition serait renversé : *Gomphocerus*, *Pyrrhocoris*, *Musca*, *Carabus*, *Vespa*, *Bombus*. De cette liste il faut supprimer au moins *Musca* et *Bombus*.

Il ne semble pas que les idées de KORSCHELT aient jamais été mises directement en discussion. Remarquons pourtant que HENKING (92, p. 176) les contredit équivalemment lorsqu'il considère comme membrane vitelline une enveloppe formée en grande partie de globules vitellins et de gouttelettes graisseuses qui se montrent sur les coupes comme des vides, c'est-à-dire l'enveloppe ci-dessus décrite d'après les Muscides, laquelle serait endochoriale d'après KORSCHELT.

Ces idées ont exercé sur la manière de comprendre les enveloppes de l'œuf et les formations qui en dépendent, une influence visible. C'est ainsi que GROSS (03), devant accepter comme couche de chorion la zone interne épaisse qu'il a bien retrouvée chez *Bombus* (op. cit., p. 145), ne pouvait que considérer comme endochorial chez *Xanthogramma* (p. 109) un détail de l'appareil micropylaire que nous verrons appartenir plutôt à la membrane vitelline.

B. Chorion.

Il n'entre pas dans le cadre de ces recherches de faire une étude comparée un peu complète du chorion. Pour éviter le danger de généralisations que ne comporte guère le polymorphisme de cette enveloppe, on se bornera expressément à préciser le type de structure qu'on y observe chez les Muscides à larves endoparasites. Tout porte à croire que ce type est très communément réalisé quant à ses traits fondamentaux non seulement dans ce groupe, à la fois si riche et si varié, mais encore dans beaucoup d'autres.

a. Structure définitive du chorion dans les espèces où il acquiert peu d'épaisseur.

Il existe de nombreuses espèces chez lesquelles la coquille n'a qu'une épaisseur très comparable à celle de la membrane vitelline et, comme celle-ci, peut se montrer souple et extensible. Ce sont, avant tout, des espèces larvipares ou ovilarvipares, où l'œuf est suffisamment protégé jusqu'à l'éclosion par le fait de son séjour dans les organes maternels.

Examiné de face en milieu aqueux, le chorion de ces espèces apparait très généralement comme une mince membrane homogène ou comme une membrane pointillée, souvent divisée en aréoles ou champs polygonaux plus ou moins distincts, qui correspondent comme on sait aux cellules épithéliales. Les aréoles sont circonscrites par des lignes à double contour ou par des bandes d'ordinaire assez larges, souvent non pointillées. Les points que l'on voit dans les aréoles apparaissent brillants sur fond sombre ou inversement, quand on change la mise au point, et laisseraient aisément l'impression de sphérules perliformes juxtaposées en une assise très régulière, dont le milieu serait, suivant les circonstances de l'observation, plus ou moins brillant que le contour. Ce sont des images trompeuses, dont les indications doivent être complétées et rectifiées par l'étude de coupes convenablement colorées.

Dans celles-ci, les lambeaux de chorion qui se présentent de face ne montrent, sur un fond incolore ou à peine teinté, qu'un semis régulier de points colorés, plus petits que les fausses sphérules dont il vient d'être question, FIG. 39, et les parties intéressées perpendiculairement offrent une image scalariforme, FIG. 40. Cela conduit à admettre l'existence de deux

pellicules limitantes de chorionine solidarisées par des piliers perpendiculaires, ainsi qu'il a été trouvé chez d'autres insectes (PACKARD, 98, p. 521; HENNEGUY, 04, p. 294; BERLESE, 09, p. 936). Les piliers se projettent sur leur base, dans les vues de face, et donnent une image punctiforme bien arrêtée dans les préparations colorées, plus ou moins altérée par un effet d'irradiation dans les préparations *in toto* examinées à frais.

La limitante externe est presque toujours plus robuste que l'interne. Celle-ci n'est souvent représentée que par l'ensemble des bases inférieures des piliers, qui tendent à s'élargir en se mettant en contact, ou en ne laissant entre elles qu'un espace linéaire; celui-ci peut donner lieu, dans les vues de face, à l'auréole claire qui semble circonscrire à distance les images punctiformes.

Les contours propres des champs polygonaux ne se distinguent pas aisément sur les coupes perpendiculaires. Ils paraissent correspondre à l'absence de piliers ou, équivalemment, à l'existence d'interespaces un peu plus grands.

A cette disposition typique doivent être rattachées un assez grand nombre de variantes, qui s'en rapprochent plus ou moins par défaut ou par excès de complication structurale.

1° Le chorion peut se présenter comme une pellicule à peu près homogène. Chez *Compsilura*, il demeure tellement délicat qu'il paraît ne constituer avec la membrane vitelline qu'une seule pellicule anhiste, flexible et extensible, ayant une grande tendance à adhérer au corps ovoplasmique. On se souvient qu'il s'agit d'une espèce ovilarvipare chez laquelle l'œuf demeure protégé dans les organes maternels jusqu'au moment où la jeune larve est inoculée, éclose ou éclosante, dans le tube digestif de son hôte. L'état de la coquille est sans doute en rapport non seulement avec cette incubation interne, qui est réalisée aussi chez beaucoup d'autres espèces où l'épaisseur est plus grande, mais aussi avec la disposition des œufs en une série unique à l'intérieur de l'organe incubateur : cette manière d'être doit en effet faciliter les échanges respiratoires et on conçoit qu'elle rende inutile l'existence d'une structure choriale. De toutes façons, la suppression de cette structure doit être envisagée comme un cas limite, bien connu chez d'autres insectes.

2° La structure typique peut exister seule, le carrelage polygonal demeurant indistinct *(Ech. fera)*.

3° La structure typique peut exister dans certaines régions et man-

quer dans des régions voisines plus minces, FIG. **58**. Une telle alternance tend à montrer que la structure choriale est un caractère secondaire, ne se montrant que lorsque l'épaisseur de l'enveloppe dépasse certaines limites, comme correctif des inconvénients qui en résulteraient pour le régime des échanges respiratoires.

4° Les piliers sont très variables comme robustesse et comme contour : simples trabécules rondes ou méplates dans les coquilles fines, prismes anguleux lorsque l'épaisseur est un peu plus grande, ils peuvent devenir des lames à contours capricieux ; suivant les cas ils se projettent sur les pellicules limitantes sous la forme d'images punctiformes circulaires ou elliptiques, FIG. **39**, d'images plus grandes anguleuses, FIG. **38**, **63**, ou de ramures capricieuses en bois de cerf, pouvant devenir très grandes par suite de soudures, surtout sur les bords des bandes du carrelage, FIG. **43**.

5° Lorsque l'épaisseur de la limitante externe augmente, sa perméabilité est assurée par des pores généralement arrondis, distribués en semis régulier, qui font communiquer avec le dehors l'espace compris entre les piliers. Les pores peuvent s'apercevoir dans les vues de face en même temps que les projections des piliers, FIG. **38**, **43**; mais il arrive aussi, surtout dans les cas où la limitante est vraiment épaisse ou fortement colorée, qu'ils apparaissent seuls, et dans ce cas le chorion se présente simplement comme une fine passoire, dont les trous pourraient être confondus avec les interespaces des piliers, visibles dans les coupes perpendiculaires. Celles-ci conservent toujours, à la robustesse des structures près, le type général, les pores ne sont que des détails surajoutés, difficiles d'ailleurs à remarquer par suite de leur petitesse relative et de la facilité avec laquelle ils sont dissimulés par les parties qui se projettent sur eux (1). Ajoutons enfin que la limitante externe peut être hétérogène suivant son épaisseur : elle se

(1) Les diverses images observées chez *Gonia* et *Frontina* sont assez difficiles à concilier entre elles. La FIG. **15** reproduit l'aspect le plus ordinaire aux moyens grossissements d'après *Gonia atra*, quand la limitante externe commence à se teinter par suite de la pneumatisation; les gros points sont clairs pour une bonne mise au point et se détachent en plus sombre pour une mise au point imprécise. La FIG. **37**, relative à la même espèce et dessinée à un plus fort grossissement d'après une coupe tangentielle colorée artificiellement, semblerait indiquer des fossettes creusées dans une lame compacte qui s'ouvriraient en dehors soit réellement, soit équivalemment par l'intermédiaire d'une lamelle obturante très fine. La FIG. **38**, empruntée à *Frontina læta*, est entièrement conforme à la description donnée dans le texte, mais, par contre, la coupe perpendiculaire du même chorion, FIG. **36**, ne laisse pas reconnaître les pores de communication. Peut-être une bonne partie de ces différences tiennent-elles simplement aux déficits de l'observation; peut-être aussi faut-il admettre certaines variations de région à région ou d'espèce à espèce, notamment pour ce qui est des pores de communication.

montre décomposée en une couche externe plus dense et plus colorable et une couche interne plus lâche et plus pâle, qui dans certains cas est elle-même ouvragée; la coupe générale tend alors à prendre l'aspect d'une dentelle à plusieurs rangs d'aréoles superposés [1].

6° Les œufs d'une même espèce peuvent offrir chez divers individus des différences structurales assez remarquables. On rencontre des *Blepharidea vulgaris*, par ex., dont les œufs ne présentent en coupe que l'image scalariforme la plus typique, tandis que chez d'autres cette image devient une dentelle à deux rangées de mailles.

b. Structure définitive du chorion dans les espèces où il devient épais et rigide.

On peut considérer comme constituant un deuxième type assez différent de celui qui vient d'être examiné la structure réalisée dans les œufs à développement embryonnaire lent, qui sont expulsés aussitôt après leur descente de l'ovaire et collés d'ordinaire sur le corps de l'hôte. Il ne s'agit d'ailleurs ici que de la structure fondamentale, observable dans la région dorsale ou sur les côtés, celle de la région ventrale devant être étudiée pour son compte dans le chapitre suivant.

L'observation *in toto* montre un fond général finement pointillé et divisé en champs polygonaux très inégalement distincts suivant les espèces ou même suivant les œufs. Dans les cas où l'œuf se laisse sensiblement aplatir sous le couvre-objet, on remarque d'ordinaire sur son pourtour une large bordure correspondant à la projection sur le champ visuel des parties déclives et donnant une idée approchée de l'épaisseur, FIG. **10**, **11**, **35**. Cette bordure est parfois sillonnée de stries radiales se déplaçant avec la mise au point; elles sont dues en partie à des éléments de structure réels, et en partie aussi, semble-t-il, à ce que l'œil tend à fusionner des images fuyantes aperçues successivement.

Les coupes perpendiculaires ne se prêtent pas toujours à une analyse un peu fine et précise de la structure. Le chorion y est souvent ou surcoloré, ou totalement incolore et alors brillant, presque homogène, sans autre indice de détails qu'une vague striation radiale; on y reconnait dans

(1) Chez les Muscides communes (*Calliphora*, *Lucilia*...) la limitante externe est creusée de fossettes polygonales déjà étudiées par LEUCKART.

tous les cas une limitante externe, d'ordinaire assez épaisse, et une limitante interne plus délicate, au-dessus de laquelle se montre souvent comme une assise de sphérules perliformes, FIG. **30**, **34**.

Dans les cas favorables — question d'espèce à la fois et de stade, celui-ci influant beaucoup sur la colorabilité — on reconnaît qu'il existe dans le chorion un squelette solide (de chorionine) assez fortement colorable, et un milieu moins consistant, non colorable, dans lequel cette charpente est noyée. En plus des limitantes, le squelette comprend, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur les FIG. **54**, **55**, un système d'éléments allongés dans le sens radial, très irréguliers de forme, rameux, se soudant fréquemment aux éléments voisins, commençant sur la limitante interne par un petit épatement auquel succède un col rétréci ; ce sont probablement les espaces compris entre ces cols qui donnent lieu à l'image perliforme, dans les observations ordinaires. Il est clair qu'on a affaire à une disposition facile, en dépit des premières apparences, à ramener au type précédemment décrit chez les coquilles minces : deux pellicules extrêmes et un système de piliers unissants. La pellicule interne est particulièrement délicate dans un grand nombre de cas où les pieds élargis des piliers paraissent reposer directement sur la membrane vitelline. Les piliers eux-mêmes sont rarement isolés et distincts comme dans le cas de la FIG. **54** ; le plus souvent ils sont grêles, mais très irréguliers, et tellement serrés et enchevêtrés que la coupe de l'ensemble paraît simplement pointillée; par contre, au fond des excavations intrachoriales qui seront étudiées plus loin sous le nom de cryptes respiratoires, ils deviennent particulièrement robustes et forment une sorte de végétation dont l'aspect rappelle celui de certaines touffes de lichens, FIG. **33**, **34**. Il est à peine besoin de faire remarquer que de telles dispositions concilient merveilleusement deux exigences antagonistes : une grande épaisseur commandée par la protection de l'embryon et une suffisante perméabilité sans laquelle sa respiration serait impossible.

c. Développement.

Dans le groupe étudié, la formation du chorion est postérieure à celle de la membrane vitelline et se place à l'époque où, la résorption des grandes cellules nourricières étant sur le point d'être achevée, l'œuf a acquis sa forme et ses dimensions à peu près définitives.

Si l'on cherche à sérier les étapes du processus dans les espèces à cho-

rion mince ([1]), où elles sont plus faciles à observer, on est amené à admettre la succession suivante. Comme première ébauche, un liséré clair, d'aspect homogène, apparaissant à la manière d'une cuticule épaisse sur la face interne des cellules épithéliales; il est appliqué d'une part sur la membrane vitelline, dont il se distingue d'ailleurs aisément, celle-ci étant entrée dans sa phase de condensation et ayant de la tendance à s'isoler au moins par places; d'autre part il est en continuité manifeste avec les cellules épithéliales, ce qui n'empêche pas qu'il ne s'en déprenne souvent, comme font les cuticules, en les laissant découronnées.

Un peu plus tard, lorsque cette ébauche a acquis une assez grande épaisseur, on y voit apparaître tout contre la membrane vitelline une série régulière de points colorables (hématoxyline ferrique) qui émettent vers les cellules un prolongement en fine pointe : ce sont les pieds des piliers, FIG. 62. Bientôt, en effet, les pointes s'allongent, les pieds se fusionnent plus ou moins par leurs bords et la charpente choriale se complète du côté des cellules par la condensation de la zone externe de l'ébauche.

A cette époque, les cellules épithéliales sont généralement basses et comme affaissées sur l'œuf, par suite de la distension en largeur qu'elles ont subie durant les dernières phases de l'accroissement. Pourtant, les espèces présentent à cet égard des différences et il serait difficile de formuler une règle absolue.

Il ne parait pas que les choses se passent d'une manière bien différente dans les espèces où le chorion doit devenir très épais et rigide. Là encore sa première ébauche est un large liséré de substance molle, d'aspect homogène, fixant mal les colorants, où l'on voit se dessiner successivement de l'extérieur à l'intérieur, par rapport aux cellules, les structures colorables de forme allongée qui correspondent aux piliers des coques minces; la hauteur de ces détails s'accroît vers les cellules, à mesure que celles-ci fournissent de nouvelles quantités de matériel. Dans une préparation de *Ptychomyia* que rien n'oblige à considérer comme très maltraitée, bien qu'il y ait eu de la rétraction, les piliers se sont montrés comme des bandes espa-

---

([1]) On laisse de côté les espèces à chorion particulièrement fin, tout à fait ou presque tout à fait homogène, dont la formation est très comparable à celle d'une cuticule s'isolant aisément de ses cellules matricielles. La FIG. 68, empruntée à une chambre avancée de *Compsilura*, montre un de ces chorions pelliculaires isolé par rétraction et représenté par un simple trait linéaire, au-dessous duquel se voit la membrane vitelline beaucoup plus épaisse.

cées et assez mal arrêtées dans leurs contours, comme s'ils ne devaient se modeler que progressivement, FIG. 55, *c*.

Chez ces espèces, les cellules choriogènes offrent en général une allure spéciale. Au lieu de se montrer affaissées sur elles-mêmes et aplaties au-dessus de l'œuf, tandis que se forme la coquille, elles sont souvent très allongées et couchées obliquement en sens inverse de part et d'autre du plan sagittal de l'œuf : *Ptychomyia*, FIG. 55, *Meigenia*, FIG. 56. Il s'agit là d'une disposition fréquemment réalisée, qui se retrouve d'ailleurs dans l'épithélium choriogène correspondant aux formations adhésives; pourtant elle ne s'est pas montrée dans les coupes de *Meigenia* qui ont fourni les FIG. 29 et 30.

Il faut convenir que le mode d'apparition de la charpente choriale, dans le cas des coquilles épaisses comme dans celui des coquilles minces, pose des questions difficiles à résoudre. Si le rudiment d'apparence cuticulaire n'est qu'une sécrétion proprement dite, comme beaucoup seront disposés à l'admettre, comment la solidification partielle qui s'y effectue donne-t-elle naissance à des formes spécifiques et régulières? Et si, avec la sécrétion, dont la réalité ne peut être mise en doute, il y a dans le rudiment quelque chose de la cellule elle-même (autre hypothèse qui ne manque pas de fondements), ce quelque chose est-il une trame enrobée dans la chorionine, ou au contraire une partie comprise entre les éléments solides qui finirait par se liquéfier, peut-être après avoir perdu ses rapports avec la cellule ?

Quoi qu'il en soit, il importe de remarquer l'opposition qui se manifeste, au point de vue des processus de formation, entre les deux enveloppes de l'œuf. La membrane vitelline passe par une période de jeunesse et de croissance durant laquelle elle peut présenter une certaine structure, et par une période subséquente de maturation durant laquelle cette structure se modifie : la réunion des matériaux et leur modelage se font en deux temps. Le chorion passe aussi par une période de jeunesse et de croissance, mais l'état acquis à la fin de cette période est définitif.

Il y a opposition encore entre les structures. Celle de la membrane vitelline résulte de la simple inclusion de gouttes graisseuses dans une substance homogène, ou d'une dislocation latérale de cette substance qui la transforme en une sorte de velours; celle du chorion paraît conditionnée par l'apparition, dans une masse fluide, d'une charpente de chorionine qui

peut être ramenée, malgré son polymorphisme, à un système de travées tendues entre deux pellicules limitantes.

d. Y a-t-il lieu de distinguer un exochorion et un endochorion ?

Le terme *exochorion* a été introduit par Leuckart (55, p. 135) pour désigner une formation accidentée qui semble se surajouter, chez *Limnobia*, *Culex*, à un chorion homogène. Mais c'est Korschelt (87_a) qui, adoptant le principe d'une division du chorion en deux zones, a nommé d'après *Bombus* ces deux constituants et en a précisé la définition : l'*endochorion* est une membrane épaisse, d'aspect homogène, d'apparition précoce ; l'*exochorion* une membrane ouvragée, de formation tardive, qui se superpose à la précédente, mais peut aisément s'en isoler. En d'autres mots, l'endochorion au sens de Korschelt est la formation interprétée plus haut comme membrane vitelline jeune, l'exochorion du même auteur est le chorion proprement dit.

Les mêmes appellations ont été employées çà et là par d'autres auteurs, mais pas toujours dans leur sens originel. Gross, par exemple, qui, dans son travail d'ensemble sur l'ovaire des Insectes (03), a pleinement adhéré pour *Bombus* aux idées de Korschelt et en a fait la base de son interprétation de l'appareil micropylaire des Syrphides, avait admis antérieurement pour les *Hémiptères* (00) un endochorion *ouvragé* et un exochorion *homogène;* dans un travail ultérieur, le même auteur propose d'appeler *épichorion*, chez *Hæmatopinus*, précisément ce que Leuckart avait déjà nommé *exochorion*. Pour Henneguy (04, p. 294) et Berlese (09, p. 936) l'exochorion et l'endochorion ne sont pas autre chose que les pellicules limitantes maintenues par les piliers, donc deux zones de l'exochorion au sens de Korschelt.

Dans cet état de choses et étant donné que l'endochorion défini par Korschelt devient ce qui a toujours été considéré dans l'œuf mûr comme membrane vitelline, ne doit-on pas craindre, en conservant la terminologie de Leuckart-Korschelt, de maintenir dans la question des enveloppes de l'œuf un véritable sujet de confusion, au lieu d'y introduire la précision ?

e. A propos des canaux-pores.

On ne peut guère éviter, en traitant de questions relatives au chorion, de se rencontrer face à face avec la célèbre théorie des canaux-

pores (¹) de Leydig. Un très grand nombre d'auteurs y font des allusions, quand ils ne s'y réfèrent pas explicitement, et leur manière d'envisager les structures choriales les plus diverses s'en inspire.

La théorie a été établie sur des chorions épais traversés par des canalicules qui viennent s'ouvrir à l'extérieur par des pores. Leydig (67) l'a surtout formulée d'après un coléoptère du genre *Timarcha*. Pour en rappeler très sommairement les traits principaux, on peut dire que les canaux-pores ne seraient pas sans analogie avec les canalicules dentaires des vertébrés, les cellules choriogènes étant assimilables aux odontoblastes, et le chorion dans son ensemble à la dentine. Leydig admet, en effet, dans le cas de *Timarcha*, un premier temps durant lequel les cellules épithéliales émettent par leur surface libre des prolongements qui sécrètent de la chorionine autour d'eux et un deuxième temps pendant lequel ces prolongements se retirent, en laissant leur moule sous la forme d'un canalicule.

Les apparences présentées à l'observation par une coupe de chorion à canaux-pores ne peut pas différer beaucoup de celles qui ont été signalées plus haut à propos des chorions épais de *Meigenia*, de *Ptychomyia*, etc., et néanmoins il n'y a pas lieu d'appliquer à ces espèces la théorie de Leydig. Nous avons vu que les structures plus compliquées qu'elles présentent se ramènent aisément à la structure typique d'un chorion mince, c'est-à-dire à un système de piliers traversant la petite couche liquide (ou gazeuse) comprise entre les deux pellicules limitantes. Or, il est manifeste que pour réaliser ce système suivant les idées de Leydig, il faudrait supposer, au lieu de cellules à prolongements filiformes élaborant de la chorionine dans les interespaces, des cellules canaliculées comme la dentine et sécrétant dans leurs canalicules la chorionine qui formera les piliers.

(¹) Le terme original « Porenkanale » est évidemment mal rendu par les deux mots « canaux poreux » employés par Lahillonne dans sa traduction du *Traité d'Histologie* de Leydig et généralement conservés dans les ouvrages français.

Chapitre II.

Les formations adhésives du chorion, dans les œufs destinés à être collés ou suspendus.

A. État de la question et revision de la littérature relativement au collage.

On sait que les œufs d'un très grand nombre d'insectes adhèrent au support sur lequel ils sont déposés par la mère au moment de la ponte. Le phénomène rappelle si bien celui que l'on provoquerait artificiellement en déposant sur un substratum des corpuscules solides enduits d'une substance gluante, qu'au premier aspect il ne paraît pas autrement digne d'intérêt. Et effectivement on ne trouve pas qu'il ait été l'objet d'aucune étude spéciale.

Si néanmoins on veut préciser l'origine et la signification de la substance adhésive, on se trouve tout de suite en présence de plusieurs possibilités, parmi lesquelles on ne peut pas choisir au hasard.

1° S'agit-il d'une substance étrangère à l'œuf, dont celui-ci s'enduirait à un niveau donné dans les conduits évacuateurs ?

L'idée d'une sécrétion agglutinante est fréquemment exprimée çà et là à propos de l'appareil femelle, ou au moins implicitement acceptée. Déjà pour Siebold (37) les glandes accessoires étaient des glandes à colle. Dufour (44) admettait que sa *substance sébifique*, dont il attribuait à tort la production à l'appareil identifié depuis comme appareil spermathécal, intervenait dans la fixation de l'œuf, même dans sa fixation à la paroi de l'utérus spiralé d'*Echinomyia* (51). Plus récemment, Sasaki (86), Wesché (06), Hewit (07) ont également vu dans les glandes annexes l'origine d'un enduit destiné à la fixation des œufs, et les noms de *Kittdrüsen* (Graber, 72), *adhesive or cement-glands* (Packard, 98), *glandes collétériques* (Henneguy, 04), *ghiandole mucipare, colleteriali* (Berlese, 09), ou les noms équivalents par lesquels on les désigne indiquent suffisamment que cette idée est communément acceptée.

2° S'agit-il d'une substance appartenant à l'œuf au même titre que le chorion et comme cette enveloppe d'origine épithéliale, qui serait uniformément répandue sur toute sa surface ?

On trouve souvent mentionnée une couche gélatinoïde répondant à ces caractères. MEISSNER (54) a été le premier à la signaler chez *Musca vomitoria* (probablement *Calliphora erythrocephala* MG.) en faisant remarquer expressément qu'il s'agit d'une substance préexistant dans la gaîne ovigère. Elle a été retrouvée chez les Muscides successivement par LEUCKART (55, *Dexia*, *Musca vomit.*), LEYDIG (67, *Musca domestica*), HENKING (88, *M. vomit.* (¹)). PACKARD (98) fait remarquer que, chez les orthoptères et les odonates, la région micropylaire est généralement recouverte d'une masse gélatineuse pouvant s'étendre sur tout l'œuf. GROSS (00) constate l'existence chez les hémiptères d'une enveloppe albuminoïde formée après le chorion; il confirme explicitement son origine folliculaire et rappelle que LUDWIG (1874) l'a interprétée comme un produit de dissolution des cellules folliculaires et de la propria (²).

Le rôle de cette substance gélatinoïde est mal défini et pourrait d'ailleurs être multiple (³); rien n'oblige pourtant à lui dénier toute intervention comme substance adhésive; seule ou concurremment avec le produit des glandes accessoires elle pourrait suffire à expliquer l'adhésivité faible, mais généralisée, semble-t-il, sur toute la surface de l'œuf, que l'on observe dans un grand nombre d'espèces (*Calliphora*, *Lucilia*...).

3° Faut-il, enfin, admettre une substance collante appartenant à l'œuf

(¹) Dans ce travail (p. 294), HENKING se bornait à rappeler, en les confirmant dans leur généralité, les résultats de LEUCKART et de MEISSNER. Plus tard (92, p. 175) il a admis pour l'œuf d'insecte en général une triple enveloppe : membrane vitelline, chorion, « Drüsensekret », cette dernière susceptible de se durcir et servant à maintenir les œufs en place, lorsqu'ils sont pondus isolément. Faut-il prendre ce dernier passage comme une rectification du premier ou croire que l'auteur a admis, comme il pouvait le faire sans se contredire, l'existence de deux couches adhésives ?

(²) Dans un travail ultérieur, GROSS (05, p. 370) donne comme une chose nouvelle et « ohne Analogon » que les cellules épithéliales d'*Hæmatopinus* finissent par se transformer en « Eiweisshulle ». L'idée, en réalité, était ancienne.

KORSCHELT (87*b*, p. 386) se refuse à accepter cette idée et pense que le recouvrement muqueux de l'œuf provient plutôt du conduit d'évacuation ou des glandes qui lui sont annexées : « Es können also die Reste des Eikammerepithels und der Tunica propria nicht in der Weise, wie einige der oben genannten Autoren vermuthen, den schleimigen Ueberzug der Insekteneier liefern, sondern dieser dürfte vielmehr von den Leitungswegen oder ihren Anhansgebilden ausgeschieden werden ».

(³) D'après KÖHLER (07), la couche albuminoïde superposée au chorion pourrait avoir pour but soit de détacher l'œuf de l'épithélium folliculaire, soit de faciliter son glissement le long des conduits d'évacuation, soit de permettre l'acheminement des spermies vers le micropyle. De ces trois hypothèses les deux premières peuvent être considérées comme plausibles, mais la troisième ne paraît pas tenir suffisamment compte des faits. Tout semble indiquer que, chez les Muscides notamment, les spermies arrivent directement de l'appareil spermathécal sur le micropyle, sans avoir à y affluer de divers points de la surface de l'œuf.

et dérivée de l'épithélium choriogène, mais localisée sur une partie de la coquille ? Cela s'impose dans un très grand nombre de cas.

Il existe des œufs tellement préparés d'avance pour le collage dans une situation déterminée et par une partie déterminée de leur surface que, si on vient à les jeter sans ordre, mais humides, sur un substratum quelconque, ils y prennent d'eux-mêmes cette situation et y demeurent adhérents par cette partie. L'expérience est particulièrement frappante avec les œufs bicolores des *Gonia*, noirs sur le côté dorsal, blancs sur le côté ventral, que l'on peut extraire par centaines de l'utérus incubateur, à une époque convenable du développement embryonnaire : déposés sans précaution spéciale sur un porte-objet humide, ils se retournent au besoin comme des œufs de grenouille qu'on aurait jetés dans l'eau et, la dessiccation survenant, restent collés par la face ventrale. Œufs de grenouille et œufs de *Gonia* se retournent parce qu'ils sont lestés, ceux du Batracien par une accumulation locale de vitellus, ceux du Tachinaire par une masse gluante gonflée d'eau qui existe à leur face ventrale, et la position dans laquelle ils s'arrêtent est celle qui correspond au plus grand abaissement du centre de gravité.

R. DE SINÉTY (01) parait être le premier qui, en présence d'un phénomène du même genre au fond, observé par lui chez certains Phasmes, ait compris la nécessité de lui assigner une cause locale et inhérente au chorion lui-même. La substance adhésive est pour lui le résultat d'une modification survenue à un moment donné dans la marche du travail choriogène; en d'autres termes, cette substance n'est qu'une portion du chorion adaptée à une fonction spéciale.

Divers exemples que nous allons avoir à examiner confirment pleinement cette vue. Mais il y a plus en général qu'une modification du chorion et le tout de la différenciation qui prépare l'adhérence ne réside pas dans les cellules choriogènes, il y intervient aussi une modification corrélative de l'œuf. Les faits qui vont être exposés dans les paragraphes qui suivent peuvent se formuler d'avance dans la proposition suivante :

Lorsque l'œuf doit être fixé dans une situation déterminée, l'adhésivité y est préparée dès l'époque où se constituent les enveloppes, par un travail complexe, imputable en partie à l'œuf lui-même (modification de la forme générale ou du contour), en partie aux cellules de l'organe maternel (différenciation du chorion).

B. Face ventrale du chorion, dans les œufs où elle est adhésive.

C'est le plus souvent par la face ventrale que se fait le collage.

Cette face est alors plus ou moins aplatie chez les Muscides, ou même sensiblement excavée, et une première question qui se pose c'est de savoir comment il faut comprendre une telle modification.

Elle survient à l'époque même où s'organisent la membrane vitelline et le chorion. On pourrait être tenté, à première vue, de n'y voir qu'un effet de la compression mutuelle des ovarioles; mais cette cause est évidemment à rejeter, car la compression tendrait plutôt à rendre le contour prismatique et on devrait constater son influence avant tout sur des œufs à coque fine, présents en grand nombre dans les ovaires riches et compacts comme ceux d'*Echinomyia*. D'ailleurs l'existence fréquente d'une crête plus ou moins marquée, suivant la ligne de raccordement de la partie dorsale avec la partie ventrale, suffit à montrer que l'aplatissement est typique, nullement accidentel.

Quel en est le point de départ ou le *primum movens?* Est-ce une dépression préalable de l'ovocyte qui oblige son enveloppe épithéliale à se déformer, ou cette enveloppe qui, en prenant d'elle-même un contour nouveau, l'imposerait à l'ovocyte ? Aucune raison contraignante ne force, il est vrai, à accepter une des deux hypothèses à l'exclusion de l'autre, mais toutes les probabilités sont pour la première. Doué d'une autonomie déjà sensible dès sa première différenciation et qui ne peut que s'accentuer à une époque où il est sur le point de s'isoler de l'organisme maternel, l'ovocyte tend à prendre de lui-même sa forme spécifique; les cellules choriogènes, au contraire, sont des éléments indifférents et subordonnés, obéissant vraisemblablement, dans leurs différenciations morphologiques et fonctionnelles, à des excitations qu'ils reçoivent de lui. D'ailleurs on comprendrait mal, dans l'espèce, le mécanisme d'un changement de forme où l'ovocyte ne serait que passif. Voudrait-on y voir un effet d'une plus grande pression exercée localement par des cellules en voie d'allongement ? L'idée peut tout d'abord paraître acceptable, mais on la trouve en désaccord avec le fait que dans certains cas un allongement local des cellules choriogènes est lié à une surélévation du chorion, non à une dépression (phénomène précédant la formation du pédoncule, dans l'œuf de *Carcelia)*. Enfin, nous verrons ci-après,

en étudiant chez *Nemorilla* la déformation dont il s'agit, que les caractères des cellules choriogènes conduisent à lui reconnaître une origine intrinsèque.

Les différenciations choriales associées au changement de contour de l'œuf sont plus diversifiées qu'on n'aurait pu être porté à le supposer. Elles réclament une étude quelque peu détaillée. Pour plus de clarté on peut y distinguer provisoirement quatre types.

1. Type de Tricholyga, FIG. 1$_t$: *Une zone interne* a, *structurée, se décolorant dans l'alun ferrique, très peu développée du côté ventral, devenant de plus en plus épaisse à mesure qu'on passe au côté dorsal où elle constitue la presque totalité du chorion; une zone* b, *homogène, retenant l'hématoxyline ferrique, épaisse sur la face ventrale, mais s'amincissant progressivement sur les côtés pour disparaître sur le dos ou n'y demeurer représentée que par une pellicule; une zone complémentaire* c, *sans structure ni forme propre, surajoutée tardivement sur la face ventrale seule.*

Tel est l'état de choses réalisé le plus fréquemment, à ce qu'il semble, chez les espèces à œuf court, macrotype, du 1[er] groupe parasitique (Mém. I, p. 34). Il est schématisé ci-contre d'après un œuf de *Tricholyga* déjà collé sur une chenille.

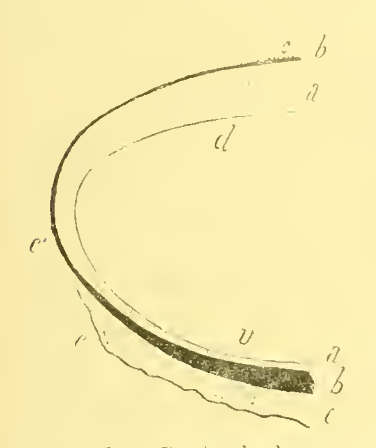


FIG. 1$_t$. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Tricholyga major* (semi-schématique). *a*, zone structurée; — *b*, zone homogène; — *c*, couche complémentaire; — *c'*, sa continuation probable sur la face dorsale; — *d*, côté dorsal de l'œuf; — *v*, côté ventral

La couche accessoire mise à part, on voit que le chorion ventral proprement dit est beaucoup plus mince que le chorion dorsal et formé en grande partie d'une substance homogène, peut-être molle et collante à frais, susceptible en tout cas de se durcir, qui paraît correspondre à une *limitante externe* extrêmement développée. Une structure ouvragée étant l'indice d'une aptitude aux échanges avec le milieu (suivant une idée émise déjà par LEUCKART (55) et tout à fait justifiée objectivement, comme nous aurons à le constater dans un chapitre spécial), on peut dire que la différenciation du chorion en vue de la fixation est réalisée aux dépens de la différenciation respiratoire, celle-ci n'ayant pas d'ailleurs de raison d'être dans une partie directement appliquée sur le substratum.

La couche accessoire, qui constitue la glu proprement dite, a une allure irrégulière et une épaisseur fort variable, paraissant dépendre en très grande partie de son degré d'imbibition. Très visible et épaisse à frais et dans l'eau où elle se gonfle sans se dissoudre *(Meigenia)*, elle est à peine ou pas du tout distincte sur beaucoup d'œufs collés, qui se détachent au cours des traitements, quand on cherche à les enrober en place *(Meigenia, Thrixion)*. Il est probable qu'elle se continue latéralement et dorsalement sous la forme d'une pellicule extrêmement délicate qui serait la couche gélatinoïde de Meissner, *c'*.

Ces diverses parties ont pour commune origine l'enveloppe épithéliale de l'ovocyte. Lors de la première apparition du chorion, toutes les cellules qui la constituent sont semblables entre elles, à peu près [1], et toutes montrent la même activité fonctionnelle; mais tandis que dans les cellules dorsales cette activité se maintient telle quelle, dans les cellules ventrales elle subit à deux époques données une brusque déviation à laquelle correspond successivement l'élaboration de la couche homogène *b* et celle de la couche complémentaire *c*. Déviation brusque, il ne s'agit pas en effet d'une modification graduelle de la manière de travailler, mais de la substitution d'une manière à une autre; c'est la confirmation d'une idée déjà exprimée par Korschelt (87*a*), que les mêmes cellules peuvent sécréter diverses substances les unes après les autres.

Les modifications du physiologisme ne vont pas sans doute sans modifications de structure intime ou même de morphologie. Malheureusement il est difficile de rien préciser à cet égard sur un matériel toujours peu abondant et que la présence de coquilles épaisses rend assez rebelle à la technique. Ce qui se constate aisément, c'est que les cellules diminuent de hauteur, au moins à partir d'une certaine époque, à mesure qu'elles forment de nouvelles strates choriales, comme si elles s'usaient par leur partie sécrétante; mais les cellules dorsales s'usent plus vite que les ventrales, si bien qu'au moment où les zones *a* et *b* sont complètes, les premières sont généralement placoïdes et offrent un aspect ruineux, les secondes étant encore hautes et relativement prospères.

[1] Les différences de hauteur signalées plus haut entre les cellules dorsales et les cellules ventrales paraissent bien survenir à cette époque, mais plutôt après que la formation du chorion est déjà lancée.

Ce fait paraît fournir de bonnes indications sur la genèse particulière de la couche gélatinoïde. Toutes les circonstances observées tendent à faire écarter définitivement l'ancienne opinion de LUDWIG, en tant qu'elle serait entendue au sens strict d'une histolyse proprement dite de la propria et des cellules épithéliales : la propria se conserve, l'épithélium dégénéré mais non dissous est abandonné à la base de l'ovariole à titre de *corps jaune;* KORSCHELT (87 *b*) avait donc raison de s'opposer à des idées qui, sous leur forme originelle, s'écarteraient des faits. Elles échapperaient à ce reproche si, au lieu de résolution histolytique, on parlait d'une dernière phase d'activité choriogène survenant lorsque le chorion proprement dit est achevé et l'épuisement des cellules manifeste, phase sénile à laquelle correspondrait un produit abondant, mais amorphe, rappelant plus ou moins les caractères d'une matière cytolytique, comme paraît être la couche dont il s'agit. Si, au moment où cette phase se déclare, toutes les cellules sont au même degré d'épuisement, la sécrétion formera une couche généralisée, plus ou moins saisissable à l'observation, la couche de MEISSNER, *c';* si les cellules ventrales sont sensiblement plus hautes et mieux conservées, elles produiront dans le même temps une plus grande épaisseur de matière et on aura la glu localisée, *c*.

Variantes. — 1. Dans quelques œufs macrotypes du groupe I, la zone structurée paraît manquer totalement sur la face ventrale, mais la zone homogène continue de s'emboîter avec elle, en s'y superposant, sur le pourtour latéral, FIG. **2** *t* *(Meigenia floralis).* Cela revient à dire qu'au point de vue de l'activité choriogène il faut distinguer dans l'ensemble de l'épithélium trois régions : une région dorsale où les cellules élaborent jusqu'à la phase sénile du chorion structuré; une région ventrale où les cellules produisent pendant tout ce temps du chorion homogène; une région latérale de transition où les cellules, après avoir travaillé plus ou moins longtemps, suivant leur situation plus ou moins dorsale, comme celles de la première catégorie, se mettent brusquement à travailler comme celles de la seconde.

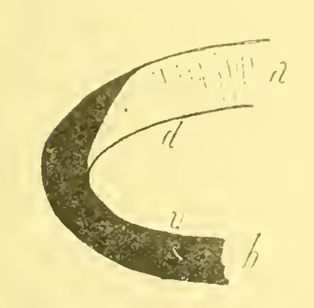


FIG. **2** *t*. Partie de la coupe transversale du chorion avant l'apparition de la couche complémentaire chez *Meigenia floralis* (semi-schématique).

Les lettres ont la même signification que dans la FIG. **1** *t*.

2. Dans les œufs microtypes du groupe II (Mém. I, p. 46), le chorion ventral proprement dit est également tout entier homogène, mais au lieu de s'emboîter latéralement avec le chorion ouvragé, il se raccorde avec lui par simple juxtaposition, FIG. 3*t* *(Frontina)*. Il faut admettre ici que les différenciations fonctionnelles auxquelles correspondent les deux sortes de productions choriales ne se succèdent pas dans les mêmes éléments, mais sont localisées dans les cellules de régions contiguës.

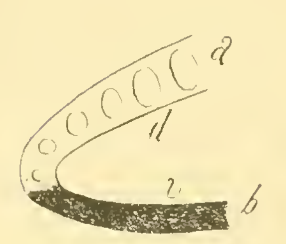


FIG. 3*t*. Partie de la coupe transversale du chorion avant l'apparition de la couche complémentaire chez *Frontina læta* (semi-schématique).

Les lettres ont la même signification que dans la FIG. 1*t*

2. Type de Winthemyia, FIG. 4*t* : *Une zone interne* a, *typiquement structurée, s'atténuant de plus en plus à mesure que l'on va vers la ligne médiane ventrale où elle disparaît totalement, augmentant d'épaisseur à mesure que l'on avance vers la région dorsale où elle constitue toute l'épaisseur de la coquille; une zone* b, *homogène, constituant dans la région moyenne de la face ventrale toute l'épaisseur du chorion, superposée à* a *en dehors de cette région et clivée latéralement en deux feuillets dont l'un demeure appliqué sur le chorion structuré, l'autre devenant libre sous la forme d'une lame bordante souvent déchiquetée en dessous.*

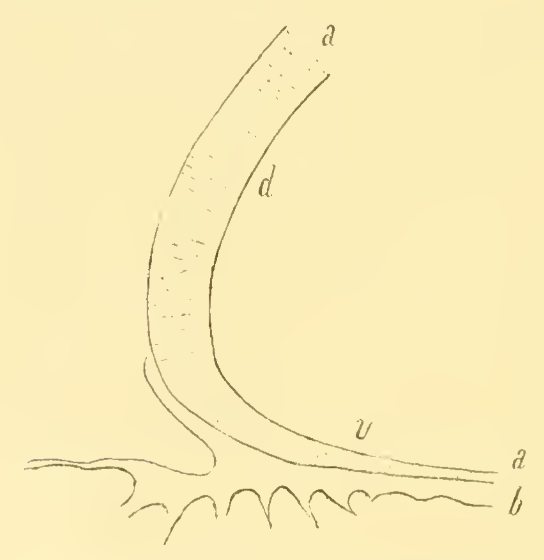


FIG. 4*t*. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Winthemyia 4-pustulata*, d'après un œuf collé sur une chenille.

a, zone choriale structurée; — *b*, zone homogène; — *d*, côté dorsal; — *v*, côté ventral.

Le rapprochement des FIG. 4*t* et 1*t* pourrait incliner à identifier la formation débordante de *Winthemyia* avec la zone *c* de *Trichologa*; mais le fait que, dans toute une plage de la région ventrale (en dehors des limites de la figure), cette formation constitue toute l'épaisseur du chorion proprement dit, doit la faire rapporter à la zone *b*. D'autre part, il est manifeste qu'il s'agit ici d'une zone choriale plastique, susceptible de se mouler sur les accidents de surface du substratum et ayant de la tendance à s'effilocher, donc visqueuse; c'est une indication à l'appui de l'idée

émise plus haut que la zone anhiste *b* est molle à frais et probablement collante. Il est même possible qu'elle soit apte à se gonfler en s'imbibant sur une certaine profondeur et à remplacer ainsi la formation complémentaire, chez certaines espèces.

3. Type de Nemorilla, FIG. 5, : *Une zone structurée assez épaisse*, a, *émettant sur les côtés une expansion laminaire* l *qui limite la surface d'assiette de l'œuf et augmentant progressivement d'épaisseur en passant à la région dorsale; une zone homogène* b, *beaucoup moins développée que dans les types précédents, à peu près réduite à des nodules irréguliers et ne dépassant pas la base de la lame bordante, probablement adhésive par elle-même.*

Ce type rappelle celui de *Winthemyia* par l'existence d'une lame bordante, seulement cette expansion est ici beaucoup mieux définie dans sa forme, enroulée en volute, au moins dans l'ovariole, et dépend de la zone structurée, non de la zone homogène ; pourtant la structure s'y oblitère progressivement de la base au bord libre.

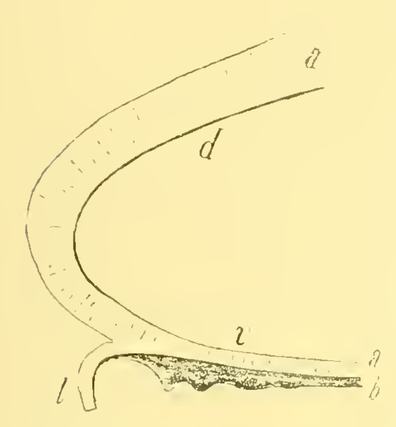


Fig. 5 *l*. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Nemorilla maculosa*.

a, zone choriale structurée ; — *b*, zone homogène; — *l*, lame bordante; — *d*, côté dorsal de l'œuf ; — *v*, côté ventral.

La zone homogène est beaucoup moins importante que dans les types jusqu'ici examinés. Au lieu d'une couche épaisse constituant le facteur principal ou même unique de la coquille, sur la face ventrale, il ne s'agit à proprement parler que d'une pellicule portant des nodules irréguliers, denses, assez avides de matières colorantes, manifestement destinés à faciliter l'adhérence en s'engrenant avec les petites aspérités du substratum et, suivant toute vraisemblance, collants par eux-mêmes, FIG. 2 et 34, *na*.

Les coupes des chambres ovocytaires fournissent sur les cellules formatrices quelques renseignements qu'il convient de relever. Au stade de la FIG. 1, antérieur à l'apparition des nodules, les cellules ventrales sont beaucoup plus hautes mais moins larges que les dorsales. La différence ne tient pas pourtant à ce que les unes se seraient allongées, tandis que les autres s'affaissaient, mais à ce que les unes ne se sont pas affaissées en même temps que les autres. Or, l'affaissement des cellules est certainement dû à

ce que leurs extrémités, assujetties à demeurer en contact avec la surface de l'ovocyte et à l'accompagner dans le mouvement de croissance rapide qu'elle effectue à cette époque, se trouvent équivalemment soumises à des tractions latérales s'exerçant en tous sens : elles doivent s'élargir sans accroître leur masse, par suite aux dépens de leur hauteur. L'affaissement devient ainsi un indice révélateur de la croissance ovocytaire : là où il s'accentue, la région correspondante de l'ovocyte est en voie d'accroissement; là où il est moins marqué, l'accroissement de la région correspondante est en retard.

On se trouve ainsi amené à admettre que l'accroissement de l'œuf, au moment où il acquiert sa dernière forme, est moindre ventralement que dorsalement. Déjà nous avions dû accepter comme extrêmement probable que l'aplatissement ventral reconnait un déterminant intrinsèque à l'œuf; ici nous saisissons le mécanisme de la détermination, c'est un retard dans la croissance.

Un détail secondaire à signaler, c'est que toutes les cellules ventrales ne se comportent pas identiquement de la même manière. Sur une coupe transversale on les voit augmenter successivement de hauteur à partir de la volute pour diminuer de nouveau avant la ligne médiane, si bien qu'il existe ventralement deux bandes épithéliales particulièrement riches. Une seule est reproduite sur la FIG. 1. Il n'a pas été possible de reconnaitre si cette circonstance s'exprime de quelque manière dans le chorion; c'est extrêmement probable.

La FIG. 2 permet de constater que les différences apparues aux débuts du travail choriogène sont encore bien marquées durant l'élaboration des nodules anhistes. On peut croire qu'à une époque immédiatement voisine de la descente de l'ovocyte, et donc à l'époque où les cellules choriogènes vont entrer dans leur phase sénile, celles de la région ventrale sont encore en état d'élaborer une couche accessoire analogue à la couche *c* de la FIG. $1_{\prime}$; elle n'a pas été observée directement, faute d'un matériel approprié, mais son existence parait vraisemblable.

On entrevoit ici et on ne peut qu'admirer la simplicité des processus qui s'enchaînent pour préparer de loin la fixation de l'œuf : un arrêt local de la croissance détermine l'aplatissement ventral, modification éminemment propre à augmenter les points d'adhérence avec le substratum; du même coup toute une catégorie de cellules choriogènes échappe aux tiraillements déformateurs et se trouve conservée dans un état de jeunesse relative, certainement en rapport avec la suite des physiologismes spéciaux d'où dépendra la diversité de leur travail choriogène.

L'idée se présenterait aisément que la volute latérale doit correspondre à une matrice cellulaire de caractères spéciaux; il ne paraît pas qu'il en soit ainsi. Sur les coupes on trouve toujours que cette expansion du chorion est en rapport avec des cellules d'aspect très commun; elle semble se différencier au sein du cytoplasme avec sa forme définitive et devenir libre, au moment voulu, par suite d'un simple retrait, FIG. 1 et 2.

4. Type de Gymnosoma, FIG. 6*t* : *Une zone structurée* a, *assez développée ventralement, s'épaississant sur le bord de la surface d'assiette où elle forme une arête mousse*, l, *redevenant ensuite plus mince* (¹), *tout en conservant sur la face dorsale, où elle forme tout le chorion, une épaisseur plus grande que sur la face ventrale; une zone spéciale en gâteau d'abeilles localisée sur la surface d'assiette, formée d'un matériel homogène en soi, correspondant par suite à la zone* b *des types précédents, adhésive probablement par elle-même, l'adhésivité pouvant être complétée par apposition finale d'une couche complémentaire.*



FIG. 6*t* Partie de la coupe transversale du chorion chez *Gymnosoma rotundatum*.
a, zone structurée; — *b*, zone en gâteau d'abeilles; — *l*, arête latérale; — *d*, côté dorsal de l'œuf; — *v*, côté ventral.

Ce type, réalisé chez *Gymnosoma rotundatum* et suivant toute apparence chez les espèces affines est particulièrement remarquable. Robustesse à part, le chorion ouvragé ordinaire rappelle celui de *Nemorilla* par ce double fait qu'il acquiert un assez grand développement même sur la face ventrale, et qu'il tend à émettre sur le côté une excroissance bordante; seulement, au lieu de s'étendre en lame, l'excroissance forme ici une arête émoussée ou tronquée.

(¹) Cet amincissement rend compte de la dépression dorsale que l'on observe très généralement sur les œufs pondus.

La formation destinée à réaliser l'adhérence est rigoureusement localisée sur la face ventrale et offre une manière d'être toute nouvelle. A faible grossissement, sur des coupes normales à la surface de l'œuf, elle apparaît comme une frange de filaments grossiers, larges, formés d'une substance homogène beaucoup moins colorable que le chorion structuré ordinaire, FIG. 4, *ca*. Les coupes tangentielles permettent de reconnaître qu'il s'agit en réalité d'une formation creusée d'alvéoles prismatiques typiquement polygonaux et dressés perpendiculairement, mais souvent peu réguliers dans leur contour comme dans leur direction, pouvant être intéressés transversalement même sur des coupes normales à la surface de l œuf. La FIG. 5 montre, à un grossissement moyen, l'image d'un groupe de ces alvéoles intéressés transversalement, et la FIG. 6, *ca*, un de leurs aspects en coupe oblique.

D'ordinaire la transition est brusque entre la zone structurée ordinaire et la formation alvéolaire; sur des préparations correctement colorées, la première se teinte parfois seule. Mais dans beaucoup de procédés où l'on ne vise que la mise en évidence des facteurs histologiques, comme la coloration en masse par la cochenille, toute différence disparait aisément; sur la FIG. 6, empruntée à une coupe traitée de cette manière, il n'a pas été possible d'en tenir compte!

Voici, sur le mode de formation de la zone alvéolée, les renseignements qui ont pu être recueillis.

Au moment où son élaboration vient de prendre fin, la coupe de la chambre ovocytaire offre l'aspect reproduit FIG. 6 : l'épithélium ventral *fv* ne diffère pas sensiblement de l'épithélium dorsal *fd*, l'un et l'autre constituent une lame de revêtement à surfaces lisses ou simplement bosselées au niveau des noyaux. C'est une uniformité de date récente, établie brusquement à un moment donné, après avoir fait défaut durant toute la période qui correspond à la formation des alvéoles.

La FIG. 7 représente le côté dorsal de la chambre durant cette période, la FIG. 8 le côté ventral. Du côté dorsal, le chorion et l'épithélium sont déjà, à l'épaisseur près, ce qu'ils seront au stade de la FIG. 6. Du côté ventral, on distingue dans le chorion la zone structurée interne de formation plus ancienne, *cv*, et une zone récente, *ca*, d'épaisseur totale considérable, creusée d'alvéoles dont quelques-uns, *ao*, ont été intéressés transversalement et apparaissent comme des cavités irrégulières, et dont les autres, *al*, sont coupés longitudinalement. L'épithélium est de forme très haute. On y re-

connaît une zone externe d'aspect syncytial et une série de robustes prolongements internes correspondant aux cellules et portant le noyau, qui pénètrent dans les alvéoles. Manifestement, le matériel a été maltraité par les réactifs; la plus grande partie sinon la totalité des espaces clairs qui règnent entre les parties choriales et les parties cytoplasmiques doit être imputée à cette cause. Pour rétablir les rapports naturels il convient de supprimer idéalement ces vides de rétraction et de supposer que les prolongements cellulaires, d'une part, s'avancent jusqu'au fond des alvéoles et que les parois de ceux-ci arrivent, d'autre part, au fond des interespaces compris entre les saillies épithéliales.

Un tel état de choses suppose évidemment que les cellules, après avoir élaboré par leur surface apicale ou interne seule, une couche de chorion ordinaire, se sont mises à chorioniser à la fois par cette surface et par la partie interne de leur surface latérale. Les parois alvéolaires apparaissent ainsi comme de véritables murs mitoyens construits pour moitié par chacune des cellules qu'ils séparent. Conformément à une loi très générale de biologie cellulaire, les noyaux siègent, durant cette période, dans la région de plus grande activité élaboratrice, vers l'apex du corps cellulaire. Les tractus plus ou moins distincts qui courent encore çà et là des parties cytoplasmiques aux parois des alvéoles, à travers les vides de rétraction, sont un indice des rapports très intimes qui unissent la cellule choriogène et son produit; ils tendent à montrer que si celui-ci comprend, comme facteur quantitativement très prépondérant et en apparence amorphe, une simple sécrétion, la chorionine, on doit y admettre néanmoins un facteur qui serait structuré, au moins primitivement, et représenterait une dépendance de la trame cellulaire.

Le passage de la FIG. 8 à la FIG. 6 se fait brusquement et consiste en ce que les prolongements cellulaires se rétractent en rentrant en quelque sorte dans la zone basale, l'épithélium devenant par le fait même une membrane à surfaces égalisées. La FIG. 9, empruntée à une chambre ovocytaire à peine plus avancée que celle qui a fourni les deux figures précédentes, montre la rétraction prise sur le fait : à gauche se voient encore trois saillies intra-alvéolaires où le mouvement se trahit déjà par une déformation du contour nucléaire, passive sans doute, mais en tout cas significative, les lobes apparus se montrant orientés vers la zone basale; viennent ensuite un noyau *nr* déjà entraîné dans la zone basale où il s'est aplati horizontale-

ment, comme c'est le cas ordinaire dans les épithéliums épuisés, un reste de cellule non encore rétracté et deux noyaux pareils à *nr*.

On serait mal venu à vouloir que les réactifs n'aient aucune part dans ces phénomènes, mais le rapprochement avec l'état de choses définitif permet de supposer que leur intervention n'a guère fait que hâter une rétraction physiologiquement imminente.

Par ses attributs chimiques, la formation alvéolée diffère sensiblement du chorion ordinaire et paraît se rapprocher davantage d'une cuticule : elle n'est pas sensiblement attaquée à froid par les hypochlorites alcalins, à l'inverse de la chorionine, et résiste bien, même à chaud, à la potasse.

Physiquement, tout semble indiquer qu'il s'agit d'une matière molle et collante, tant qu'elle est imbibée d'eau. Ce serait la formation adhésive proprement dite. Rien n'empêche de supposer qu'elle se complète tardivement par l'apposition d'une dernière sécrétion équivalente à la couche de Meissner.

Résumé. — Si on envisage d'un coup d'œil d'ensemble les principaux traits de la différenciation adhésive telle qu'on l'observe dans les types d'œufs examinés, on reconnaît aisément qu'ils justifient la proposition générale énoncée à la fin du paragraphe précédent. L'aptitude de l'œuf à être fixé dans une attitude déterminée dépend d'un travail précoce de préparation effectué en partie par l'œuf lui-même, en partie par l'organe maternel où il se développe.

La part de l'œuf consiste avant tout dans un ralentissement de croissance localisé sur la future surface d'assiette, qui se traduit par un aplatissement; cette modification, d'apparence purement passive, aura entre autres utilités celle d'augmenter le nombre des points d'adhérence. En plus de cette transformation active de la surface générale, dont le caractère se déduit des cellules choriogènes, on peut supposer dans l'œuf le point de départ de tout un jeu de stimuli agissant sur ces mêmes cellules et en déterminant au moins en partie le fonctionnement, mais leur existence demeure conjecturale.

La part de l'organe maternel comporte quelquefois une différenciation morphologique dans les cellules choriogènes de la région ventrale *(Gymnosoma, Nemorilla)* : c'est une modification immédiatement observable. Toujours elle comporte au moins une différenciation fonctionnelle dans ces mêmes cellules, observable dans ses effets : du premier coup *(Meigenia,*

Gonia), ou seulement après avoir travaillé quelque temps comme les cellules dorsales *(Nemorilla, Tricholyga...)*, ces éléments ne forment plus qu'une zone choriale différenciée en vue de l'adhérence. Cette zone, souvent très remarquable par des particularités de forme qui doivent assurer un contact plus intime avec le substratum (nodules de *Nemorilla*, alvéoles de *Gymnosoma)*, est formée d'une substance homogène et paraît se compléter par une sécrétion tardive, la substance gélatinoïde de MEISSNER.

C. Pédoncules fixateurs dépendant du chorion chez les Diptères.

Le rôle d'organe fixateur attribué avec quelques réserves, dans le mémoire précédent (PANTEL, 10, p. 101), à l'appendice postérieur de l'œuf de *Carcelia cheloniæ*, vient d'être confirmé par NIELSEN (11) d'après une espèce voisine, C. *gnava* B. B., où il présente identiquement les mêmes caractères. Il s'agit bien d'une colonnette rigide terminée par un épatement adhésif déjeté de côté, qui permet à la mouche de fixer son œuf en situation dressée soit sur un poil, soit directement sur la peau de l'hôte. Par là s'établit un rapport curieux de convergence parasitaire entre certaines *Muscidæ* parasites des chenilles et les *Œstridæ* parasites des Mammifères; on sait en effet que les œufs de celles-ci sont attachés aux poils de l'hôte par un pédoncule à extrémité dilatée. Il n'y a que plus d'intérêt à étudier d'un peu près la nature et le développement de l'organe chez *Carcelia*, les processus formateurs ne pouvant guère manquer de se répéter parallèlement dans les deux groupes, au moins tant qu'il ne s'agit que des grandes lignes.

Ces processus, chez *Carcelia*, se ramènent à une différenciation locale du chorion, comme ceux qui viennent d'être analysés dans le paragraphe précédent, mais à une différenciation particulièrement accentuée dans le sens morphogénique : au lieu d'aboutir à la simple formation d'une partie de l'enveloppe protectrice de l'œuf, elle a pour terme la création d'un organe en quelque sorte surajouté à cette enveloppe et se dressant perpendiculairement sur elle.

On s'imaginerait aisément qu'un tel appendice peut avoir la même origine que les *rayons* bien connus de *Nepa* et de *Ranatra*, ou une origine analogue. Ce rapprochement doit être tout de suite écarté. Les rayons sont

produits par un petit nombre de cellules choriogènes caractérisées par des modifications profondes de leur cytoplasme et de leur noyau ; le pédoncule à étudier est l'œuvre en commun d'un grand nombre de cellules relativement peu différenciées dans leurs caractères généraux, surtout remarquables par les déplacements qui modifient leur orientation.

Les FIG. **70**, **71**, **72**, qui reproduisent en coupe médiane et à trois stades successifs la région postérieure de la chambre ovocytaire, permettent de suivre dans ses traits les plus importants le développement de l'organe. Il est contemporain de la dernière résorption des cellules nourricières et de la formation du micropyle.

Ses premiers débuts sont annoncés par un allongement de cellules que l'on pourrait appeler ovifuge, car il tend à éloigner de l'ovocyte une grande partie du corps cytoplasmique et le noyau lui-même. Cet allongement s'accuse progressivement, à partir d'une limite assez distante du pôle, pour atteindre son maximum au voisinage de ce point, à la place où se dressera le futur appendice, FIG. **70**. On s'assure, en comparant des chambres de divers âges, que l'image ici dessinée correspond bien à un allongement proprement dit, et ne tient pas, comme c'était le cas pour l'épithélium ventral de *Nemorilla*, à la simple persistance locale d'un état antérieur. Il est vrai qu'à un stade beaucoup plus jeune toutes les cellules étaient hautes, mais toutes se sont affaissées comme à l'ordinaire lors du dernier accroissement de l'ovocyte, bien que l'affaissement soit demeuré moins sensible dans la région postérieure, et c'est seulement après ce phénomène offert par toutes les espèces, pendant que se constitue la membrane vitelline (ici bien reconnaissable à son état homogène et au clivage rétractionnel qu'elle montre d'un côté), que l'on trouve l'état de choses correspondant à la figure.

Un peu plus tard, lorsque les premières strates choriales commencent à se dessiner sur le pourtour de l'œuf, le mouvement ovifuge s'accentue, l'ensemble des cellules allongées forme une élevure en pain de sucre où les noyaux sont situés périphériquement, tandis que la région axiale, demeurée d'abord claire et sans détails, laisse bientôt reconnaître le contour de l'appendice, FIG. **71**. C'est une colonne de matière dense, où la décoloration par l'alun ferrique a fait apparaître une zone périphérique plus pâle, qui semble ne dénoter, par rapport aux parties sous-jacentes, qu'une moindre condensation; un peu plus tard, on trouve que l'apparence d'homogénéité masque en réalité une dégradation de la structure fondamentale du chorion, qui est progressivement plus complète de la base au bout libre. L'ap-

pendice est un peu arqué, sur la coupe dessinée; du côté de l'œuf il s'élargit et passe peu à peu au chorion ordinaire.

La FIG. 72 reproduit, coupée suivant son plan de symétrie, l'extrémité libre du pédoncule avec la région épithéliale correspondante. L'appendice a sa forme définitive. Les cellules latérales ont conservé en dehors l'aspect qu'elles avaient au stade de la figure précédente, mais elles se sont transformées en dedans en lanières étroites ayant de la tendance à s'isoler les unes des autres sous l'action des réactifs et arquées d'avant en arrière, si bien que, si l'on compare la direction actuelle de leur partie proximale avec la direction générale de la cellule au stade de la FIG. 70, on peut dire que cette partie a tourné de près de 180° par rapport à l'axe de l'œuf; les lanières sont plus longues du côté qui correspond à la béquille terminale et par suite la tige de l'appendice est sensiblement excentrique, par rapport à l'élevure cellulaire, ainsi qu'on le voit au mieux sur les coupes transversales, FIG. 73. Les cellules apicales, demeurées plus basses, sont disposées en dôme au-dessus de la béquille.

Le mécanisme de ces modifications successives est difficile à analyser dans le détail. On peut en tout cas dire où il ne faut pas le chercher et indiquer les processus qui semblent en faire le fond.

L'état de choses définitif auquel correspond à peu près la FIG. 72 est exactement celui auquel devrait aboutir, si elle pouvait être admise, une croissance propre de l'appendice entraînant en arrière la partie des cellules qui s'y trouve appliquée. Mais il ne saurait être question d'attribuer un pareil mouvement à une masse inerte de chorionine dont toute la croissance doit consister dans l'apposition de nouvelles strates fournies par l'épithélium.

Peut-on supposer que les cellules seraient saisies à un moment donné d'un mouvement ovifuge et tendraient à entraîner l'appendice contre lequel elles sont arcboutées? L'idée d'une semblable poussée d'avant en arrière, mise en avant par l'auteur du présent travail (98, p. 191, fig. 73, 75) à propos des rapports observés entre le stigmate postérieur et ses cellules matricielles, chez les larves de *Thrixion*, pourrait être admise à la discussion une fois donnée l'orientation définitive des éléments, mais c'est là précisément une des circonstances à expliquer.

La simple considération d'une multiplication cellulaire assujettie à s'accomplir dans des conditions un peu spéciales semble devoir donner de meilleurs résultats. Disons tout de suite qu'aucun indice de division indi-

recte ou directe n'a pu être saisi dans les coupes étudiées, peut-être parce que les phénomènes sont particulièrement rapides; mais à comparer l'état de l'épithélium tel qu'il se présente avant et après le développement de l'appendice il n'est pas possible de mettre en doute l'existence d'une phase de multiplication cellulaire. Il n'en faut pas davantage, pourvu que la multiplication se fasse dans certaines conditions de rapidité et de localisation, pour faire apparaitre les dispositions observées.

Que la pullulation soit modérément rapide et localisée dans les cellules de la région postérieure alors que tout le reste de l'enveloppe choriogène demeure au repos; que les cellules néoformées soient assujetties à garder leur nature de cellules d'épithélium simple, c'est-à-dire à ne pas rouler les unes sur les autres, mais à former une assise unique sans perdre contact avec la surface générale de sécrétion; que l'œuf enfin ait cessé de s'accroitre, les compressions latérales résultant de l'intercalation d'éléments nouveaux ne pourront que déterminer un recul de la masse cellulaire principale et l'allongement de la partie proximale : c'est l'état auquel correspond la FIG. **70** [1].

Suppose-t-on le mouvement de multiplication plus rapide et plus strictement localisé, le recul tendrait à faire perdre aux cellules tout rapport de contact avec la membrane vitelline, mais ce contact est maintenu par l'intermédiaire de la substance sécrétée et, au lieu d'une élevure creuse, il apparaît un cône à région axiale formée d'une matière homogène, comme le sont si fréquemment les ébauches choriales, dans laquelle se dessine bientôt la formation définitive : c'est l'état auquel correspond la FIG. **71**. Le changement d'orientation des cellules par rapport à l'œuf et l'apparition du diverticule unilatéral où se montre le bouton en forme de béquille sont des effets immédiatement attribuables à des modifications temporaires ou locales de la pullulation.

En somme, l'appendice fixateur peut s'interpréter comme le moule d'une élevure cellulaire plus ou moins tourmentée, qui n'est qu'un des incidents de l'activité prolifératrice de l'épithélium choriogène. Ce qu'il y a de plus admirable dans les phénomènes biologiques, et de plus caractéris-

---

[1] Une multiplication cellulaire généralisée dans tout l'épithélium choriogène à une époque bien antérieure, lorsque, peu de temps après la constitution de la chambre ovocytaire, la surface de l'ovocyte ne s'accroît que modérément, explique précisément le premier allongement des cellules : c'est un phénomène en apparence actif, en réalité passif, c'est un allongement par compression latérale.

tique, c'est toujours la réalisation d'effets complexes par la simple coordination de processus banaux. Dans l'espèce c'est la pullulation cellulaire, de soi susceptible d'aboutir à des agrégats de caractères très divers, qui survient exclusivement dans quelques éléments alors que tout le reste de l'épithélium choriogène est au repos, et est tellement réglée dans le temps et dans l'espace qu'elle aboutit à une formation spécifique.

Rappelons en terminant que dans cette formation l'adhésivité est localisée sur le bouton terminal, ainsi que la démonstration en a été faite dans le mémoire précédent (PANTEL, 10). Elle est due sans doute à une modification de la chorionine comme les formations adhésives ventrales, et peut aussi se compléter par une sécrétion tardive, d'autant plus facile à comprendre ici que les cellules se montrent plus prospères et plus grandes au moment où l'œuf est sur le point de quitter l'ovariole.

D. Surfaces adhésives et appendices adhésifs chez les Hyménoptères.

Une région délimitée de l'enveloppe choriale ou une excroissance de cette enveloppe, l'une et l'autre rendues collantes dans le travail même du développement, tels sont les deux types auxquels se ramènent, chez les diptères ci-dessus étudiés, les dispositifs qui préparent la fixation de l'œuf dans une attitude prédéfinie. Tout porte à croire qu'il faudrait reporter sur des différenciations de la coquille beaucoup de phénomènes d'adhérence observés dans d'autres groupes d'Hexapodes, que l'on a simplement expliqués par une glu étrangère à l'œuf.

Dans cet ordre d'idées, le cas très remarquable des phasmes, observé et interprété par R. DE SINÉTY (01), montre déjà qu'il existe chez les orthoptères des surfaces adhésives par elles-mêmes. Ajoutons ici quelques renseignements sommaires sur deux nouveaux exemples, l'un de région choriale adhésive, l'autre d'appendice adhésif, empruntés aux hyménoptères [1].

---

[1] Naturellement, les seuls appendices qui puissent être rapprochés de celui de *Carcelia* sont ceux qui dépendent du chorion et servent à attacher l'œuf dans une attitude déterminée. On a signalé çà et là sous le nom de *pédoncule* de l'œuf des formations qui ne satisfont pas à cette double condition. Les classiques pédoncules des œufs de *Chrysopa*, par ex., sont des filaments étrangers à l'œuf, dont la matière ne peut être fournie que par les glandes annexes; examinés dans l'ovariole au moment même où ils vont être pondus, les œufs ne présentent ni appendice ni dispositif

1. *Surface adhésive dans l'œuf d'Abeille.* — Quand on étudie sur un ovaire d'abeille reine fixé en pleine période de ponte les coupes longitudinales des dernières chambres ovocytaires, on est frappé d'y voir à l'extrémité postérieure toute une calotte de cellules choriogènes encore hautes et relativement bien conservées, alors que partout ailleurs, la région micropylaire exceptée, l'épithélium est très plat et visiblement épuisé, FIG. **100**. Au-dessous des cellules hautes, le chorion paraît être sensiblement épaissi; cependant cette circonstance passerait aisément inaperçue, en raison de l'absence générale de structure et de la délicatesse de toute l'enveloppe, — elle a l'aspect d'une simple membrane vitelline, — et on resterait indécis sur la raison d'être des éléments spéciaux, sans les renseignements fournis par l'œuf pondu.

L'œuf d'abeille n'est pas déposé dans une attitude quelconque, il est collé en situation perpendiculaire au fond de l'alvéole, où son adhérence est assez marquée pour qu'il soit impossible de le faire tomber par une simple secousse et difficile de l'extraire sans l'endommager, à moins d'enlever en même temps un peu de cire. Il ne s'agit pas évidemment d'une adhérence par un point quelconque venu fortuitement en contact avec le substratum, mais d'une fixation prédéterminée, se faisant par une surface toujours la même, ce qui suffirait pour faire soupçonner un travail précoce de préparation remontant au développement même du chorion. Or, nous avons vu que la différenciation d'une région adhésive s'accompagne au moins quelquefois *(Nemorilla)* d'un allongement des cellules choriogènes; l'existence de cellules hautes, dans le cas actuel, est donc tout expliquée et devient l'indice d'une surface adhésive.

2. *Appendice suspenseur chez les* Eumenidæ. — On sait (observations de H. FABRE) que l'œuf des *Eumenidæ* est suspendu par un fil flexible au-dessus des victimes paralysées préparées par la guêpe pour l'alimentation de sa larve. Une remarque déjà ancienne de LEUCKART (55), d'après laquelle le chorion, chez les hyménoptères, se prolonge quelquefois en un pédoncule solide, et surtout la figure récemment publiée par ROUBAUD (10) de l'œuf de *Synagris calida*, remarquable par un prolongement postérieur

épithélial apte à le produire. Les pédoncules postérieurs des hyménoptères endoparasites sont en rapport avec l'inoculation de l'œuf, non avec sa fixation; ils ne représentent d'ailleurs qu'une partie de l'œuf lui-même et comprennent une enveloppe avec un contenu ovoplasmique. C'est sur des renseignements incomplets que BERLESE (09, p. 936) énumère ensemble, sans indiquer leur signification très différente, ces deux sortes de pédoncules.

court et robuste, amènent assez naturellement à penser que cet appendice pourrait bien être de même signification générale que celui de *Carcelia*. Il suffirait en effet, en partant de cette idée, de concevoir que la glu terminale soit assez abondante et assez molle, au moment de la ponte, pour s'étirer sous le poids de l'œuf après avoir été mise en contact avec le plafond de la chambre à vivres, et qu'elle soit en même temps susceptible de se durcir à l'air à la manière de la soie, pour avoir une explication plausible de l'état de choses observé. L'appareil de suspension à l'extrémité d'un fil et l'appareil de fixation sur une colonne rigide seraient ainsi des dispositifs d'adhérence construits sur un même type.

Une exploration rapide des chambres ovocytaires chez *Odynerus nidulator* Sss. [1] montre que l'appendice postérieur s'y développe effectivement à la manière du pédoncule de *Carcelia*, et que les caractères particuliers de l'épithélium formateur font prévoir l'existence d'une glu terminale particulièrement abondante.

La FIG. 7_t, très incomplète pour les détails de structure fine, mais pas du tout schématique, peut donner une idée de la région postérieure du cho-



FIG 7_t. Appendice suspenseur des *Eumenidæ*, en voie de développement *(Odynerus nidulator)*.

ch, chorion homogène; — *ech*, épithélium choriogène, formant en arrière une grande élevure arrondie, fortement étranglée; — *pp*, prolongement postérieur du chorion; — *rd*, région distale des cellules se transformant en glu soyeuse; — *rp*, leur région proximale.

rion et de son épithélium formateur, au moment où se constitue l'appendice solide. En dépit de ses apparences assez spéciales, elle se laisse

(1) Détermination obligeante de M. ROBERT DU BUYSSON, du Muséum de Paris.

immédiatement rapprocher de la FIG. **71** relative à *Carcelia*. L'épithélium choriogène forme chez la mouche une simple élevure en cône émoussé, et chez la guêpe une grande boursouflure très étranglée à sa base, mais les rapports avec le chorion montrent clairement que le col de celle-ci correspond à la région basale de celle-là; la poche qui vient après est l'homologue du dôme terminal.

Les grandes dimensions de cette poche sont en relation avec la genèse de la glu terminale. Le mouvement de recul qui porte en dehors la région nucléée des cellules a été beaucoup plus marqué pour cette région de la boursouflure que pour le col, les éléments y ont pris la forme de pyramides très allongées dont les sommets partent de la troncature du prolongement *pp*, et qui divergent à partir de là vers les divers points de la surface extérieure; or, une différenciation très précoce partage chaque pyramide en une partie proximale nucléée, *rp*, qui conserve l'aspect d'une cellule épithéliale ordinaire, et une partie distale, *rd*, qui devient homogène et se transforme finalement en substance gluante. Lorsque l'œuf descendra de l'ovariole, les traînées filamenteuses divergentes de ce faisceau se fusionneront vraisemblablement en se ramassant sur l'extrémité cupuliforme du prolongement *pp*, où leur ensemble constituera une ample provision de matière adhésive et filante.

Dérivée des cellules choriogènes, comme celle des surfaces adhésives, cette matière est aussi une formation choriale différenciée, dont la genèse ne peut pas différer beaucoup de celle d'un chorion ordinaire. Cette genèse, d'autre part, comporte un processus morphologique qu'il serait difficile d'interpréter autrement que comme une transformation du cytoplasme. L'attention se trouve ainsi ramenée sur une ancienne manière de comprendre les enveloppes cuticulaires et choriales qui est tombée depuis longtemps dans une défaveur à peu près universelle, mais qui contient probablement une part de vérité, aussi bien que la théorie de la sécrétion qui l'a supplantée. Le développement d'une cuticule ou d'un chorion comporte assurément une élaboration intra-cellulaire de chitine ou de chorionine, seulement ces produits peuvent être employés de deux manières : 1° tantôt ils se localiseront dans une trame cytoplasmique, qu'ils finiront le plus souvent, il est vrai, par oblitérer, et ainsi s'engendreront des enveloppes où une structure se laissera déduire du processus formateur (glu d'*Odynerus*), ou deviendra manifeste grâce par ex. à un noircissement physiologique ménagé (tubercule stigmatifère de *Thrixion*, plaque ster-

nale de *Sturmia*, PANTEL, 98, p. 187, et 10, p. 149 et 166, note 1); 2° tantôt ils seront déversés à l'extérieur de la cellule sous forme de simples gouttes d'une substance semi-fluide, et alors s'étendront en une sorte de vernis homogène, comme c'est peut-être le cas dans certaines membranes vitellines, dans les formations chitineuses pathologiques (PANTEL, 10, p. 150), etc.

E. Le - Eistigma - des Pédiculides et des Mallophages en regard de la formation en gâteau d'abeilles de Gymnosoma.

Dans ses intéressantes recherches sur l'ovaire des Pédiculides et des Mallophages, GROSS (05) a repris, il y a quelques années, l'étude d'un accessoire chorial assez singulier, propre à ces insectes, sur lequel les auteurs ne se sont pas encore mis d'accord. Il s'agit d'une saillie obtuse, située un peu excentriquement à l'extrémité postérieure de la coquille, par laquelle l'œuf est collé, au moment de la ponte, sur un poil ou une plume de l'hôte; elle est molle et d'une tout autre structure que les parties environnantes. LEUCKART (55) en a donné une première description dans son grand travail sur le micropyle et la coquille des Insectes; KRAMER (69), MELNIKOW (69) et GRABER (72) sont revenus successivement sur son étude, mais GROSS est le premier qui en ait fait connaitre l'histogenèse et la disposition structurale.

Chez *Hæmatopinus suis*, l'organe est le produit de cellules épithéliales hautes qui, après avoir chitinisé durant tout un temps par leurs faces latérales, se retirent en dehors en entrainant leurs noyaux et laissent en place leur produit d'élaboration. Celui-ci constitue une masse traversée de perforations, distincte du chorion environnant, soit par sa teinte, soit par sa structure, qui n'aurait son équivalent chez aucun autre insecte.

Sur la signification physiologique de cet organe, les anciens observateurs ont émis trois manières de voir dont aucune, au jugement de GROSS, ne serait ni démontrée, ni même simplement plausible.

LEUCKART, pour qui c'était une sorte de cloche à parois striées, garnie à l'intérieur d'un pinceau de filaments, fut tout d'abord tenté d'y voir un micropyle supplémentaire, mais il renonça plus tard à cette interprétation parce qu'il ne put se convaincre qu'il fut réellement perforé, et le considéra, non sans une assez grande hésitation, comme un appareil adhésif (Haftap-

parat); l'idée fut simplement acceptée par Melnikow, élève de l'illustre anatomiste. Dans un travail contemporain de celui de Melnikow, Kramer reprit à son compte l'hypothèse d'un micropyle, faisant ressortir que l'extrémité postérieure de l'œuf est bien mieux appropriée à la pénétration des spermies que l'antérieure. Graber, enfin, ayant cru s'assurer par une expérience directe assez inadéquate au but, il est vrai (1), que l'organe comporte une perforation complète du chorion, en fit néanmoins non pas un appareil micropylaire, comme aurait voulù Leuckart en face de cette constatation, mais un appareil respiratoire, « eine Art Eistigma ».

Gross objecte avec raison, contre cette opinion de Graber, que l'on comprendrait mal un organe respiratoire noyé en plein dans la masse gluante par laquelle l'œuf adhère à son substratum, et il écarte celle de Kramer soit parce que l'existence de micropyles postérieurs ne lui paraît pas en général tellement démontrée, soit parce que l'organe n'est pas réellement perforé chez *Nirmus* (2).

Le même auteur trouve tout aussi insuffisante l'interprétation de Leuckart. On ne voit pas, fait-il observer, comment des canaux perforants faciliteraient l'adhérence, et les cas assez fréquents, bien qu'anormaux où l'œuf est collé par son bout antérieur, indiquent bien que l'organe en litige n'est pas nécessaire à la fixation. Graber avait mis en avant la même raison et fait ressortir que la plupart des œufs sont fixés à l'aide d'une volumineuse enveloppe agglutinante qui les recouvre, si bien qu'un organe adhésif aussi réduit lui paraissait superflu.

C'est néanmoins cette ancienne idée d'un organe adhésif qui, à la lumière des faits décrits plus haut chez *Gymnosoma*, paraît la plus acceptable de beaucoup. Le manque de matériel ne permet pas d'entrer dans les détails d'une comparaison objective; mais les descriptions et les dessins de

(1) Graber concluait à l'existence d'une perforation du fait qu'ayant mis l'œuf dans la potasse il en avait vu le contenu sortir à travers les filaments de l'Eistigma. On peut se demander si une compression n'était pas intervenue dans la manœuvre, car des œufs peuvent être traités par la potasse sans qu'on observe d'écoulement même par les orifices les mieux caractérisés, comme le micropyle; et dans l'hypothèse d'une compression on est à peine en droit d'exclure l'existence d'un diaphragme pelliculaire, tel que celui constaté par Gross chez *Nirmus*, qui aurait été rompu. Seules les coupes auraient pu renseigner.

(2) Les objections de Gross conservent toute leur force. On peut ajouter que la chambre d'imprégnation est en général tellement placée, dans l'utérus, et le débouché de l'appareil spermathécal tellement disposé que l'introduction des spermies est bien mieux assurée par la situation antérieure du micropyle que par la situation inverse.

Gross ne laissent guère de doute sur une étroite parenté de structure et de genèse entre l'organe litigieux des Pédiculides et la formation en gâteau d'abeilles trouvée chez les Tachinaires. Or, toute la raison d'être de celle-ci est bien manifestement de contribuer d'une façon plus ou moins directe à l'adhérence. A la difficulté faite par Gross on peut répondre que les perforations auront l'avantage, soit de permettre à l'organe de se mouler plus exactement sur les inégalités superficielles du substratum, soit d'emmagasiner une plus grande quantité de substance adhésive complémentaire, produite dans la dernière phase sécrétoire des cellules choriogènes. Rien de bien étonnant d'ailleurs à ce que, dans des cas exceptionnels peut-être relativement fréquents, la matière adhésive soit assez abondante pour diffluer et amener la fixation de l'œuf dans une attitude anormale.

Le « Eistigma » de Graber paraît donc n'avoir qu'un rôle mécanique : ce serait en réalité un pédoncule fixateur; seulement, au lieu de faire saillie au-dessus de la surface générale du chorion et d'avoir une structure homogène comme celui de *Carcelia*, il serait comme enclavé dans l'épaisseur de la coque et alvéolé, suivant le type réalisé en plus grand dans la couche adhésive de *Gymnosoma*.

Circonstance qu'il faut se borner à signaler, sans pouvoir présentement lui assigner une raison d'être, les appendices fixateurs, quelle que soit leur forme, semblent occuper une position excentrique, au voisinage du pôle postérieur de l'œuf : *Carcelia*, *Hypoderma*, Pédiculides, *Corixa*.... La surface adhésive d'*Apis*, qui n'est au fond qu'un pédoncule avorté, est aussi excentrique.

Chapitre III.

Appareil micropylaire chez les Muscides entomobies.

Ce sont les diptères et spécialement les Muscides qui, après avoir fourni à peu près simultanément à Meissner et à Leuckart les premières données précises sur le micropyle des animaux et son rôle dans la fécondation, interviennent de préférence dans la plupart des travaux parus depuis sur ces importantes questions de biologie générale, si bien qu'on peut les considérer comme le matériel en quelque sorte classique dans le sujet. Ils sont relativement bien connus. Pourtant, si les préparations empruntées

aux espèces ici étudiées ne font que confirmer dans beaucoup de cas des résultats déjà acquis, d'autres fois elles mettent l'observateur en présence de particularités qui cadreraient mal avec les schémas existants et qui réclament un complément de description et d'interprétation. Pour éviter le désordre, il y aura avantage à faire de tout l'appareil une étude méthodique, bien que sommaire.

En comprenant sous la désignation très générale d'appareil micropylaire l'ensemble des différenciations morphologiques et structurales en rapport avec l'introduction des spermies, il y a lieu de distinguer trois sortes de parties, savoir : l'*ectomicropyle* ou micropyle proprement dit, le *conducteur* et l'*entomicropyle*. L'ectomicropyle constitue la partie fondamentale de toute la formation; il dépend exclusivement du chorion et comprend la perforation ménagée à travers cette enveloppe ainsi que les accessoires structuraux annexes. Le conducteur est une formation spéciale, représentée par un quantum de substance molle, souvent mal définie dans sa forme, se projetant de l'ectomicropyle vers l'extérieur. L'entomicropyle appartient à la membrane vitelline et se compose de l'ensemble des différenciations que cette enveloppe peut présenter dans la région de la perforation ectomicropylaire.

De ces trois sortes de parties, les deux premières sont susceptibles d'une étude tout extérieure d'après les préparations *in toto;* nous lui emprunterons quelques données qui seront ensuite complétées d'après les coupes.

A. Étude extérieure de l'ectomicropyle.

Leuckart (55) a cru pouvoir affirmer que chez les diptères le micropyle constitue « in allen Fällen » un simple orifice situé au pôle antérieur de l'œuf. C'est vrai, à la réserve de quelques variations.

Typiquement régulier et simple, fig. **12** *(Ech. fera)*, le pertuis micropylaire peut être de contour irrégulier, fig. **11** *(Winth. 4-pustulata)*, géminé, fig. **10** *(Trich. major)*, ou même composé d'un assez grand nombre de pores, fig. **96** *(Carcelia)*.

Sa situation est à peu près polaire dans les œufs allongés, qui sont d'ordinaire tronqués en avant, fig. **12**; dans les œufs courts et aplatis destinés à être collés par la face ventrale, elle est polaire, fig. **6**, *m (Gymnosoma)*, franchement dorsale, fig. **10** *(Trich. major)*, ou ventrale, fig. **11**

(Winth. 4-pustulata): on trouve même qu'elle peut être ventrale ou dorsale chez la même espèce *(Winth. 4-pustulata, Gymnos. rotundatum)*.

Le pertuis est pratiqué dans une région du chorion ordinairement modifiée. Souvent il existe un épaississement local visible en coupe optique, dans le cas des œufs transparents, sous la forme d'un croissant à bord interne irrégulier, FIG. **20-24** *(Compsilura, Vibrissina)*, ou sous celle d'une saillie proéminant vers l'ovoplasme, FIG. **35** *(Gymnosoma)*. C'est là en tout cas un caractère très variable chez une même espèce.

La modification choriale comporte plus souvent encore des changements dans les reliefs superficiels. S'il s'agit d'une coquille forte, à détails sculpturaux bien marqués, il se dessine en général une rosette de champs polygonaux bien distincts du carrelage banal, FIG. **10**, demeurant visibles même quand le micropyle émigre sur la face ventrale, qui est d'ordinaire lisse, FIG. **11**; les champs de ces rosettes sont visiblement centrés autour du pertuis micropylaire, en même temps qu'ils se montrent plus petits et moins réguliers que ceux du carrelage banal, double circonstance déjà signalée par LEUCKART (55) chez *Musca (Calliphora) erythrocephala*, tenant à ce que les cellules formatrices s'étalent moins en surface et travaillent davantage en profondeur.

Si l'on a affaire à une coquille fine, à sculpture superficielle peu ou point accusée, la région périmicropylaire peut encore se détacher sur le fond général, grâce à une teinte plus sombre, à un état plus grenu, FIG. **22-24**, à de fines crêtes tendant à circonscrire des aréoles, FIG. **21**; mais on trouve aussi des types chez lesquels l'observation directe, même lorsqu'elle est effectuée dans un milieu propre à révéler les fins détails [1], ne montre autour du puits micropylaire qu'un rebord simple ou déchiqueté.

Toutes ces données s'accordent, sauf quelques divergences dans des détails très secondaires, avec les descriptions devenues classiques de MEISSNER, LEUCKART, KORSCHELT relatives aux Muscides communes. LOWNE (95) est probablement le seul auteur relativement récent qui présente les choses sous un tout autre aspect chez *Calliphora erythrocephala*. Le chorion n'est plus pour lui comme pour tout le monde une enveloppe élaborée par des cellules, mais une enveloppe formée de cellules, excessivement petites, il est vrai (3 μ); le micropyle est un orifice de grandeur va-

[1] Autant que possible les coquilles destinées à l'observation *in toto* ont été lavées à la potasse et montées dans un milieu aqueux, p. ex. dans l'eau formalinée.

riable, entouré d'une rosette de cellules épithéliales [1] qui auraient pour fonction de le fermer et de l'ouvrir (en se contractant et en se relâchant). Idées très nouvelles, mais qui ne peuvent avoir été inspirées que par des préparations devenues trompeuses à force d'être déficientes. La couche de petites cellules columnaires dont parle LOWNE n'est que le chorion proprement dit, et sa couche externe, représentée durant le développement par les cellules choriogènes, n'existe plus sur le chorion achevé. Les détails donnés un peu plus loin sur le développement de tout l'appareil micropylaire justifieraient s'il en était besoin ces critiques sévères adressées à un ouvrage que ses vastes proportions et son allure générale feraient souhaiter de pouvoir considérer dans toutes les questions comme un guide sûr.

B. Étude extérieure du conducteur micropylaire.

Aussi longtemps que l'œuf est préservé de la dessiccation, le micropyle ne s'y présente pas en général comme une perforation vide ou remplie simplement de plasma interstitiel; il est obturé par une substance hyaline, d'apparence muqueuse, qui le déborde en dehors et tend en dedans à le mettre en communication avec l'ovoplasme. Il ne paraît pas douteux que cette production ne soit destinée à la fois à protéger l'œuf, en complétant son isolement par rapport au monde extérieur, et à faciliter l'introduction des spermies pour lesquelles tout indique qu'elle reste perméable. Cette seconde fonction plus importante peut servir à la désigner.

La partie externe du conducteur est d'aspect très variable, FIG. **14**, **15**, **18**, **20**, **22**, *cm*. Elle existe probablement toujours, sous une forme développée ou au contraire réduite, au moment où l'œuf abandonne l'ovariole, mais elle est sujette à disparaître, si bien que, parmi les œufs de même âge extraits d'une même région de l'utérus-incubateur d'une mouche ovi-larvipare, quelques-uns en sont encore pourvus quand d'autres l'ont déjà perdue (*Vibrissina*, FIG. **22** et **23**, *Compsilura*, FIG. **20** et **21**). Il s'agit donc ou bien d'un corps chimiquement résistant, mais caduc, ou bien d'un corps susceptible de se résorber. On peut le trouver encore intact sur des œufs récemment pondus, dans le cas des espèces ovipares (*Meigenia*) et jusqu'au

[1] La rosette *B*, fig. 97 de LOWNE, où l'on voit une rangée externe de grandes cellules nucléées, est-elle autre chose qu'une image composite obtenue en ajoutant à la rosette choriale proprement dite une couronne de cellules épithéliales?

moment de l'éclosion chez les espèces ovi-larvipares (*Vibrissina*). Il supporte bien les manipulations du montage des œufs *in toto* et résiste même à la potasse faible, FIG. **18**.

Le plus souvent l'appendice a les dehors d'un simple amas de mucosité. Quelquefois la substance molle y est soutenue par une délicate charpente squelettique dépendant des bords de l'orifice micropylaire qui, chez *Vibrissina*, p. ex., consiste en fines aiguilles divergentes rappelant les rayons de certains radiolaires. Ces aiguilles, difficiles à voir dans la masse gélatinoïde dont elles ont la réfringence, deviennent très nettes en l'absence de celle-ci, pourvu que l'œuf ait été préservé de tout contact capable d'en amener la chute, FIG. **23**, **24**, *ch* [1].

Au-dessous de la partie appendiculaire et lui faisant suite, existe ce qu'on peut regarder comme un segment interne du conducteur micropylaire, un prolongement qui établit réellement ou équivalemment une continuité avec l'ovoplasme, continuité susceptible de se révéler dans des images comme celles que reproduisent les FIG. **14** et **25**.

La FIG. **14** montre en coupe optique horizontale la région antérieure d'un œuf de *Gonia atra*, arrêté dans la trompe au moment de la descente. Le chorion y apparaît comme une large bordure claire où l'on ne distingue aucun détail, le corps de l'œuf comme une masse trouble, grossièrement granuleuse. Le conducteur, que l'on a cherché à mettre bien au point, se poursuit avec la plus complète netteté jusque dans l'ovoplasme, sans qu'on rencontre un détail de structure établissant une limite entre les deux; l'état granuleux succède graduellement à l'état hyalin.

La FIG. **25** est relative à un œuf de *Paraplagia trepida* observé vivant dans la liqueur physiologique où il s'est plasmolysé, ainsi qu'il arrive assez fréquemment pour les œufs à coque fine. Lorsque cet accident survient, on peut n'observer, à l'intérieur de l'enveloppe, qu'un retrait général de tout le contenu, mais il se peut aussi, pourvu que la membrane vitelline adhère assez fortement aux bords du pertuis micropylaire, qu'une partie de l'ovoplasme s'étire en traînée axiale, *cmi*, comme c'est ici le cas. L'existence d'une telle traînée semble supposer que l'ovoplasme lui-même est comme

[1] LEUCKART (55) a signalé chez quelques diptères, notamment chez *Musca (Calliphora) erythrocephala*, une garniture micropylaire ou « Mundstück » caliciforme, paraissant constituée de petites pointes. On ne voit pas bien si les expressions dont il se sert s'appliquent à des appendices très longs, rares et divergents comme ceux de *Vibrissina*, ou courts, droits et nombreux comme les denticules de *Xysta*, FIG. 16.

suspendu au niveau même du pertuis où la membrane vitelline est souvent perforée, et s'expliquerait le mieux par une continuité ou une contiguïté très exacte comme celle que montre avec plus de netteté la FIG. **14** [1].

La plupart des observateurs qui se sont occupés de l'œuf des insectes et du micropyle ont mentionné des états plus ou moins caractérisés du conducteur externe. MEISSNER (54), LEUCKART (55), pour ne rappeler que les premiers en date, l'ont signalé chez les Muscides comme un épaississement local de la couche gélatineuse qui entoure l'œuf tout entier; dans la figure classique de KORSCHELT et HEIDER (90, fig. 471), à laquelle on s'est référé au chapitre I pour la définition de la membrane vitelline, il est représenté à titre de « Gallertaufsatz über der Micropyle ». Au sujet de cet amas, LEYDIG (67) s'était demandé s'il ne représenterait pas une gouttelette de vitellus expulsée par le micropyle et en tout cas, ayant remarqué chez *Musca* qu'il peut être présent ou faire défaut, il concluait qu'il s'agit d'un détail inconstant. Le mode de formation, qui sera étudié un peu plus loin, tend plutôt à faire croire à un organe spécifique et donc se formant toujours, dans certaines espèces, mais pouvant être plus ou moins développé dans sa partie appendiculaire ou externe et peut-être caduc.

Au sujet de la charpente de soutien il convient de rappeler, en plus de la donnée quelque peu douteuse de LEUCKART dont il est dit un mot plus haut, qu'on trouve çà et là des descriptions d'appareil micropylaire où elle est peut-être supposée. GROSS (03) a signalé chez *Gomphus forcipatus* un appareil en forme de cheminée avec revêtement muqueux qui pourrait être considéré comme un conducteur à squelette de soutien particulièrement robuste. DE MEIJERE (04) a décrit chez des *Conopidæ* des appendices remarquablement développés, se terminant souvent par une sorte de bouton lobé ou par un panache de filaments, qu'il considère en bloc comme le micropyle. Peut-être s'agit-il de conducteurs dont le pied, de forme bien

[1] Dans certains cas de plasmolyse la membrane vitelline descend simplement des bords du micropyle sous la forme d'un sac tubuleux apparemment vide, FIG. **13**, *mi*, soit que le contenu échappe par sa finesse, l'observation *in toto* ne se prêtant pas à une extrême précision, soit que l'ovoplasme se soit réellement dépris de son adhérence micropylaire.

Il n'est pas hors de propos de remarquer en passant que cette image plasmolytique, FIG. **13**, ressemble à celles qui ont été publiées par STUHLMANN (86, fig. 155, 157) de l'œuf d'un Ichneumonide *(Lampronota?)* examiné à frais dans l'eau salée. Il s'agit bien manifestement d'un œuf plasmolysé. L'auteur le considère comme normal et se trouve amené à expliquer par un affaissement dû aux réactifs le fait que, dans les coupes, le chorion se trouve ramené au contact du corps de l'œuf (op. cit., p. 72).

arrêtée, serait soutenu par une charpente choriale dépendant des bords ectomicropylaires, et dont l'extrémité s'étalerait en un panache plus ou moins accidenté; quelques-unes des figures, telles les fig. 68, 70, tendraient à faire attribuer aux détails des panaches des formes plus consistantes et mieux définies que celles rencontrées jusqu'ici chez les Muscides, mais une étude objective faite comparativement sur les deux familles pourrait seule renseigner sur la signification de ces détails.

C. Données sur l'ensemble de l'appareil micropylaire d'après son développement.

a. Cellules micropylaires, définition et provenance.

L'appareil micropylaire pris au complet ne saurait être attribué ni aux seules cellules maternelles, ni au seul ovocyte. Dépendant à la fois du chorion et de la membrane vitelline, il a une origine mixte.

Que si l'on veut définir spécialement quelles sont, parmi les cellules maternelles pouvant intervenir dans sa formation, celles qui y prennent la part principale, on voit aisément, étant donné qu'il s'agit d'espèces où l'enveloppe choriogène de l'ovocyte demeure longtemps ouverte en avant, précisément dans la région du futur micropyle, que l'on se trouve amené à rechercher comment se complète cette enveloppe, ou comment se constitue la cloison épithéliale séparant l'ovocyte des cellules nourricières : les éléments centraux de cette cloison seront les cellules micropylaires.

Korschelt (87*a*) s'est posé la question à propos de *Musca vomitoria (Calliph. erythrocephala)* et a cru pouvoir admettre que l'épithélium polaire y dérive simplement de l'épithélium latéral, dans ce sens que les éléments de celui-ci s'insinueraient successivement entre l'ovocyte et les nourricières et finiraient par se rejoindre avec ceux du côté opposé.

Plus récemment, le problème a été repris par Gross (03) au sujet des Syrphides et résolu tout autrement : ce n'est pas de l'épithélium latéral que dérive la cloison dont il s'agit, mais d'un groupe de cellules qui siégeaient auparavant dans la région antérieure de la chambre nourricière et qui ont émigré de là pour venir, en se frayant un passage entre les cellules nourricières, prendre place contre le pôle antérieur de l'ovocyte.

Toutes les données recueillies à l'occasion du présent travail non seu-

lement sur les Muscides à larves entomobies, mais aussi sur les Muscides communes à larves créophages et notamment sur *Calliphora erythrocephala* (*Musca vomit.* de KORSCHELT), montrent que les choses s'y passent comme dans la famille voisine étudiée par GROSS. On peut considérer comme acquis les points suivants :

1° La plaque épithéliale qui se constitue en avant pour compléter l'enveloppe de l'ovocyte ne commence pas par les bords, aux dépens de l'épithélium latéral, mais par le milieu. L'épithélium latéral conserve encore ses caractères et continue de s'arrêter au niveau des nourricières, quand déjà les cellules micropylaires forment un ilot médian entièrement isolé, au-dessous duquel se dessine le premier rudiment de la membrane vitelline (v. p. ex. FIG. **81** [1]).

2° Les cellules groupées en ilot choriogène au pôle antérieur de l'œuf n'ont pas toujours occupé cette place, comme le montrent les états précédents; elles n'y sont pas venues de l'épithélium latéral, mais de la chambre nourricière : leurs caractères, au moment où elles viennent de s'appliquer contre l'ovocyte, diffèrent sensiblement de ceux des cellules latérales et rappellent de près ceux des épithéliales erratiques visibles çà et là dans la chambre nourricière.

3° Dans beaucoup de cas on peut se rendre compte qu'à un stade jeune cet ilot préexistait, plus ou moins individualisé, à la partie antérieure de la chambre nourricière, FIG. **74**, *fm*, et qu'il apparait plus tard au milieu des nourricières, FIG. **75**, *fm*, avant de se montrer contre l'ovocyte, FIG. **76**. Parfois néanmoins on chercherait en vain un caractère saisissable qui signale, parmi les rares cellules épithéliales de la chambre nourricière, un groupe ou des éléments isolés privilégiés, et l'on peut se demander si les micropylaires définitives ont bien toujours commencé par occuper dans la chambre nourricière une place strictement déterminée.

Le nombre des cellules constituant l'ilot micropylaire chez les Syrphides est évalué par GROSS à une dizaine. C'est approximativement ce

(1) Cette figure demande à être rapprochée de la fig. 10 de HENKING (88) relative à *Musca vomitoria* où l'auteur a dessiné quatre cellules médianes isolées, qu'il a très justement appelées cellules formatrices de l'appareil micropylaire. HENKING a donc reconnu que la plaque épithéliale commence par le milieu, seulement il ne semble pas s'être occupé de rechercher la provenance des cellules en ilot qui en représentent le début. Il faut ajouter qu'à l'exemple de KORSCHELT il a rapporté au chorion la couche de substance homogène qui apparait bientôt au-dessous de cet ilot et qui appartient à la membrane vitelline.

même nombre que l'on peut admettre pour les Muscides, où la coupe médiane en montre en général 2-6.

Cet îlot demeure quelque temps isolé, mais l'espace libre qui règne autour de lui est bientôt envahi par des cellules appartenant à l'épithélium latéral, l'enveloppe choriogène devenant ainsi continue et complète autour de l'ovocyte. Au stade de la FIG 81, quand les grandes nourricières sont encore représentées par des restes plus ou moins importants, on voit déjà les dernières cellules latérales s'allonger obliquement vers la région micropylaire; à celui de la FIG. 77, lorsque la résorption des nourricières est complète, les cellules obliques, *f*, sont venues se juxtaposer aux micropylaires, *fm*, sans doute par suite d'une poussée latérale que l'on peut s'expliquer par l'intercalation d'éléments néoformés. En dehors de l'enveloppe épithéliale il reste encore un certain nombre de noyaux, *e*, irrégulièrement disséminés dans une zone de cytoplasme indivise et vacuoleuse, où se trouvent aussi généralement des restes divers de cellules en voie de résorption; c'est le surplus des cellules épithéliales de la chambre nourricière.

b. Modifications des micropylaires suivant de près leur installation contre l'ovocyte.

Une des premières modifications concerne leurs caractères généraux. Tant qu'ils siègent à la périphérie de la chambre nourricière, ces éléments sont malingres, leur soma est très réduit, clair, rarement limité par une membrane propre; leur forme est manifestement quelconque et se présente comme l'effet d'un modelage passif, sous la pression des nourricières. Dès qu'ils sont installés contre l'ovocyte ils ne tardent pas à changer d'aspect. Leur cytoplasme devient plus abondant et plus riche, comme s'ils venaient d'entrer dans une période de nutrition active; leur forme s'allonge et les limites cellulaires s'accusent, FIG. 79.

Le rapprochement de cette figure et de la suivante permet de remarquer une modification survenant dans la situation du noyau. Durant la migration de la cellule vers l'ovocyte, il est situé *en avant*, dans la généralité des cas observés; c'est la position qu'il doit occuper d'après la loi bien connue, s'il y a là une région de plus grande activité trophique et dynamique. Bientôt après la mise en place, quand la membrane vitelline commence à se former, on trouve qu'il s'est retiré *en arrière* (morphologiquement vers

la région basale), FIG. 80. laissant la place libre aux changements dont le cytoplasme va être le siège du côté de l'ovocyte.

Il y aurait à rechercher si ces déplacements nucléaires doivent être considérés comme des mouvements actifs, ou s'il s'agit d'un simple entraînement. Une donnée non négligeable dans la question c'est que, au moment où ils viennent en quelque sorte prendre contact avec l'ovocyte, les noyaux micropylaires se montrent particulièrement sensibles aux réactifs; on peut s'en rendre compte sur la FIG. 79 empruntée à une préparation d'ailleurs excellente au point de vue de la technique, où aucune autre espèce de noyau ne montre de rétraction. Cette vulnérabilité est temporaire; on ne l'observe pas, dans la même préparation, sur les noyaux déjà parvenus au terme de leur mouvement de recul, FIG. 80. Faut-il y voir un indice d'une sorte de crise physiologique due à la suractivité à la fois trophique et dynamique à laquelle le noyau serait astreint du fait de la croissance cellulaire, d'une part, et du fait de ses propres déplacements, d'autre part? On connaît d'autres cas d'une tendance du corps chromatique à la contraction, paraissant tenir à un état temporaire de la cellule. Sans parler des cellules sexuelles, où cette tendance s'exprime par des images synaptiques devenues classiques, on peut rappeler que DEEGENER (09) admet pour les cellules intestinales (chenilles) deux manières d'être du noyau liées à son état physiologique : ou bien le corps chromatique y est distribué uniformément dans toute la cavité, ou bien il y est ramassé et séparé de la membrane par une auréole claire.

Tandis que les noyaux reculent, les corps cellulaires tendent à s'allonger, et leur région apicale, après avoir offert quelque temps un aspect riche et une structure fibrillo-réticulaire nettement marquée dans le sens longitudinal, FIG. 81, 80, *fm*, devient plus claire.

c. **Entomicropyle.**

Dès que les cellules micropylaires ont pris place contre l'ovocyte, on ne tarde pas à voir apparaître, suivant la surface commune de contact, une pellicule homogène augmentant progressivement d'épaisseur : c'est un lambeau de membrane vitelline au-dessus duquel se trouvera le futur ectomicropyle et qui doit par suite être tenu pour le premier rudiment de l'entomicropyle.

Au stade de la FIG. 81 *(Compsilura)* ce rudiment est encore mince; il est rendu sur le dessin par un simple trait mené au-dessus d'une condensation ovoplasmique, *esm*, qui n'est pas en continuité avec lui et avec lequel il ne doit pas être confondu. Sa localisation rigoureuse sur la surface de contact entre les cellules micropylaires et l'ovocyte pourrait, à première vue, faire croire qu'il s'agit d'une sécrétion de la première espèce de cellules. La déduction, il convient de rappeler ici cette remarque déjà faite à propos de la membrane vitelline en général, ne serait pas rigoureuse. Tout ce que montrent les images, c'est que le contact réciproque des deux sortes d'éléments est nécessaire à la formation du rudiment : s'il est très vrai que l'ovocyte est demeuré nu dans cette région tant qu'il n'a pas été abordé par des cellules épithéliales, il ne l'est pas moins que celles-ci sont demeurées nues aussi longtemps qu'elles ne se sont pas mises en rapport avec lui. En réalité, cette date d'apparition du rudiment, ajournée jusqu'à la mise en place d'un groupe de cellules venues d'ailleurs, s'ajoute aux considérations exposées à propos de la membrane vitelline en général pour faire attribuer à l'entomicropyle une origine tout au moins bilatérale.

Le rudiment entomicropylaire demeure isolé du reste de la membrane vitelline aussi longtemps que les cellules obliques de l'épithélium latéral ne se sont pas étendues jusqu'à lui. Au début, il peut en être séparé par une interruption assez considérable qui correspond, dans le cas dessiné, à une région claire par où les produits cytolytiques provenant de la dégénérescence des cellules nourricières s'écoulent dans l'ovoplasme, et où se montrent, dans deux positions fortuitement symétriques, les *corps intermédiaires* correspondant aux dernières cinèses de ces cellules [1]. Au moment où la continuité vient de s'établir, la membrane vitelline peut demeurer quelque temps plus mince, dans la région de soudure, ce qui donne lieu à l'apparition, dans les coupes longitudinales de l'œuf, de deux plis symétriques, visibles de part et d'autre de la région *rm* dans la FIG. 80. Bientôt tout souvenir de discontinuité s'efface et la membrane vitelline prend rapidement, dans toute la région antérieure de l'ovocyte, une épaisseur beaucoup plus grande que sur le pourtour latéral, ayant son maximum au-dessous des micropylaires, FIG. 82, 83.... Pour le remarquer en passant, il serait difficile d'arrêter son attention sur cet épaississement considérable

[1] Cette persistance du corps intermédiaire à travers toutes les phases progressives et régressives de l'élément différencié qu'est la cellule nourricière est assurément remarquable. Les circonstances qui s'y rattachent seront examinées de plus près dans un travail ultérieur.

autant que rapide, survenant dans une région où les cellules épithéliales sont peu abondantes, déformées, irrégulièrement distribuées, sans avoir l'impression que l'ovocyte doit avoir tout au moins un rôle important dans sa production.

La partie centrale de cette ébauche, ou l'entomicropyle proprement dit, se distingue des parties voisines par quelques caractères spéciaux, tels qu'un épaississement proéminant vers l'intérieur ou une autre modification locale.

La FIG. **77**, relative à *Blepharidea vulgaris*, montre en *rm* une des formes de la proéminence interne. Du côté de l'ovocyte, elle se décompose en gros filaments perpendiculaires assez remarquables à première vue, mais c'est là une circonstance essentiellement variable et inconstante, comme dans le cas de la membrane vitelline générale de *Calliphora;* l'importance même et l'allure générale du renflement n'ont rien de fixe : la FIG. **78**, empruntée à la même espèce, ne montre qu'une masse homogène, à contour interne à peine convexe, hérissé de petites saillies, comme en général la face interne des membranes vitellines.

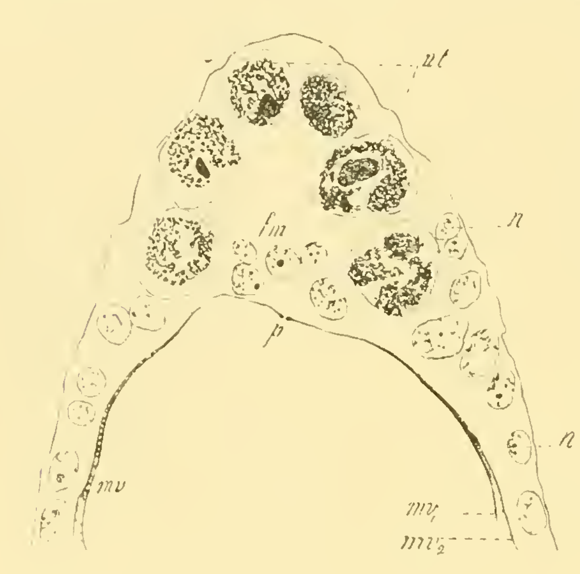


FIG. 81. Premier rudiment de l'entomicropyle chez *Carcelia cheloniæ*.

fm, cellules micropylaires; — *mv*, membrane vitelline jeune; — mv_1, mv_2, ses deux couches interne et externe séparées par clivage rétractionnel; — *n*, noyaux des cellules épithéliales latérales; — *nt*, noyaux des grandes cellules nourricières; — *p*, pore réservé dans le rudiment entomicropylaire.

La proéminence peut se présenter sous la forme d'un appendice pédiculisé, plongeant dans l'ovoplasme; c'est le cas chez *Carcelia*, FIG. **91-95**, *mi*. On y voit au centre un nodule qui se colore plus intensément que la périphérie (HEIDENHAIN), soit à cause de sa densité plus grande, soit simplement parce que, par suite de l'épaisseur même, la régression chromatique y demeure incomplète. Circonstance assez surprenante, l'appendice est en parfaite continuité avec la membrane vitelline, mais celle-ci est déjà constituée sous sa forme commune, avec seulement une légère solution de continuité médiane, FIG. **81**, *p*, qu'on n'en

voit encore aucune indication. L'origine mixte de la boule plongeante est un peu plus malaisée à concevoir que si elle se constituait pendant que le contact est largement établi entre l'ovoplasme et le cytoplasme épithélial; en tout cas, la participation de l'ovocyte ne souffre aucune difficulté et on peut admettre encore que les micropylaires envoient à travers le pertuis médian leur part de matériel.

Dans un très grand nombre d'espèces le rudiment entomicropylaire ne montre pas de proéminence interne, du moins de proéminence de forme définie et constante. Souvent on trouve dans les coupes qu'il est au contraire creusé en forme de cuvette, la dépression tendant d'ailleurs à s'accentuer dans la rétraction de l'ovoplasme, FIG. 83, 84, 87, 89.

Une question particulièrement importante, étant donné le rôle de l'appareil micropylaire, ce serait de savoir si le micropyle interne est perforé. Voici quelques données assez incomplètes recueillies à ce sujet.

L'existence d'un pore médian est manifeste dans quelques préparations. Le détail marqué *p* sur la FIG. 84 *(Compsilura)* s'interprète le mieux comme un tunnel allant de part en part, dont on peut voir successivement, en manœuvrant la vis micrométrique, les deux extrémités et les points intermédiaires, sans qu'il soit jamais tout entier au point, par suite de son parcours et de son calibre irréguliers. Cette interprétation acceptée, la petite interruption médiane visible au-dessous des cellules micropylaires dans la membrane vitelline, FIG. 80, devient un pore micropylaire bien ouvert, et la sinuosité que l'on remarque à la place correspondante dans la FIG. 81 peut être tenue pour un pore indistinct. Mais il s'en faut beaucoup que toutes les séries de coupes montrent une perforation, même quand on est en droit de la supposer existante. Les FIG. 82, 83, p. ex., empruntées comme les précédentes à *Compsilura* et paraissant d'ailleurs médianes, n'en laissent reconnaître aucun indice. La non-visibilité du pore pourrait tenir à ce qu'il est aveuglé par le conducteur, de même réfringence et de même colorabilité que la membrane vitelline, et ne tend à devenir distinct que dans des conditions données, soit lorsque la substance de remplissage est accidentellement moins dense, ou celle des parois plus dense et plus chromophile. L'idée trouverait un appui objectif dans des images comme celle que reproduit la FIG. 86 *(Micropalpus pudicus)*, où il semble que l'on ait affaire à une perforation large, irrégulière, remplie d'une matière assez dense, mais demeurant visible par suite d'une plus grande colorabilité des parois. La FIG. 85, empruntée à la même espèce, paraît à première vue,

indiquer une tout autre disposition, pourtant il n'est pas impossible d'y retrouver le même type. La membrane vitelline a subi un fort clivage rétractionnel, au sens indiqué dans le chapitre I, mais il existe sous les micropylaires une région très limitée où il y a eu étirement vertical sans clivage; cette exception s'explique tout de suite si l'on admet que la partie non clivée représente la substance particulière qui, dans le cas de la FIG. **86**, remplit la perforation; en d'autres mots, le pore entomicropylaire ne serait pas directement visible ici, cependant on en verrait le contenu.

Au lieu d'une perforation de part en part, il peut n'exister qu'un tunnel incomplet. Tel parait être le cas chez *Carcelia cheloniæ*, où le pédoncule de l'appendice plongeant est creusé d'une petite cavité en entonnoir très visiblement ouverte en dehors, mais s'évanouissant en dedans avant d'atteindre le nodule colorable, FIG. **93**, **94**.

Il existe enfin des espèces, comme *Fausta radicum*, où les coupes n'ont montré aucun indice d'un canal, FIG. **87**, **88**, **90**. Si bien que, tout en faisant les réserves rendues nécessaires par la possibilité d'une oblitération accidentelle et par la faible valeur d'un résultat d'observation négatif, quand il s'agit d'un détail de cette nature, il semble difficile de ne pas admettre en thèse générale que l'entomicropyle peut être perforé ou imperforé.

Les rapports contractés par l'entomicropyle avec le chorion et le conducteur micropylaire seront indiqués dans la description de ces parties. Ceux qui l'unissent au corps de l'œuf sont ceux-là mêmes qui ont été signalés à propos de la membrane vitelline. Il existe, règle générale, une véritable continuité établie par de petites travées unissantes, plus ou moins visibles suivant les cas et plus ou moins régulièrement distribuées; il n'est pas très rare qu'elles se succèdent avec assez de régularité pour donner lieu à une apparence de couche ouvragée sous-jacente à la membrane vitelline, FIG. **87**, **88** *(Fausta radicum)*; elles peuvent aussi être très espacées et laisser libres des parties considérables de la surface ovoplasmique, apparence discutée déjà à propos de la membrane vitelline chez *Compsilura*, dont la FIG. **80** fournit un nouvel exemple.

Le développement de l'entomicropyle comporte, comme celui de la membrane vitelline en général, deux périodes distinctes : une période de jeunesse et de premier modelage allant de sa première apparition à l'organisation de l'ectomicropyle, et une période de maturation s'étendant de cette dernière époque jusqu'au moment où l'œuf abandonne l'ovariole. Les données exposées ci-dessus sont relatives à la période de jeunesse. Celles qui

se rapportent à l'état définitif sont difficiles à réunir, le chorion devenant très vite imperméable aux réactifs dès qu'il acquiert une certaine épaisseur, et ne permettant que rarement la confection de bonnes coupes. On peut dire en tout cas que le modelage définitif dépend surtout de la condensation de substance déjà signalée à propos de la membrane vitelline en général, mais peut comporter aussi d'autres causes modificatrices. Les faits observés chez *Carcelia*, où l'entomicropyle atteint un degré assez élevé de complexité, pourront servir d'exemple concret.

Le développement global comprend dans cette espèce une série d'étapes auxquelles correspondent les FIG. **8**$_t$, **91**, **94**, **92**, les trois premières pour la période de jeunesse, la dernière pour la période de maturation. Or, cette FIG. **92**, où ne sont reproduits qu'un lambeau de membrane vitelline portant l'entomicropyle, *mi*, et la région antérieure du corps ovocytaire, *o*, frappe dès le premier coup d'œil par l'aspect tout nouveau de l'appendice plongeant : il est non seulement rapetissé, mais encore transformé en une saillie tronconique qui s'est uniformément colorée et dans laquelle on n'aperçoit aucun détail interne. La disparition complète de la cavité en entonnoir serait une modification assez importante, mais peut-être ne faut-il pas l'accepter sans de nouvelles preuves, sa non-visibilité dans les œufs étudiés pouvant bien tenir à la coloration de l'appendice. Quant à la modification de la forme, l'impression qu'elle laisse, c'est qu'avec une condensation de la substance constituante elle comporte une résorption partielle au profit de l'ovocyte. La zone périphérique de celui-ci, facile à reconnaître en raison des grossières granulations dont elle est chargée, se moule sur l'appendice en reproduisant son contour globuleux primitif, et reste séparée de sa surface actuelle par un espace rempli d'une substance claire, qui pourrait correspondre aux produits de résolution. Il se passerait là un dernier travail pouvant aller jusqu'à la résorption totale ou équivalemment telle (la figure est empruntée à un œuf prêt à descendre, mais non encore descendu) de l'appendice, qui aurait pour résultat d'affaiblir la barrière opposée à l'entrée des spermies et de faire naître un produit spécial auquel rien n'empêche d'attribuer hypothétiquement un tactisme capable de les attirer.

d. Conducteur micropylaire.

Il pourrait paraître surprenant, voire même irrationnel, d'étudier ici une partie qui, dans l'appareil micropylaire définitif, fait plutôt l'impression

d'un accessoire tardivement apposé au micropyle proprement dit. Mais en fait, chez les Muscides entomobies, le développement du conducteur est contemporain de celui du micropyle interne et tous deux précèdent l'apparition de l'ectomicropyle. C'est même ce développement précoce, par des processus qui ne diffèrent pas essentiellement des processus choriogènes, qui oblige à énumérer le conducteur parmi les constitutifs de l'appareil micropylaire.

Le plus ordinairement, le conducteur micropylaire fait son apparition sous la forme d'une masse homogène, visqueuse, peu colorable, en continuité d'une part avec le cytoplasme des cellules micropylaires ou des cellules épithéliales ordinaires qui les avoisinent, et d'autre part avec l'entomicropyle.

La continuité avec les cellules choriogènes est quelquefois telle qu'on ne remarque aucune ligne de démarcation permettant d'individualiser le conducteur, soit que les corps cytoplasmiques se montrent alors fusionnés en un tout indivis dont la structure se dégrade successivement, FIG. **85**, **88**, soit qu'ils se dissocient en traînées irrégulières, FIG. **86**. D'autres fois la masse du conducteur est délimitée du côté des cellules par un contour propre hérissé de saillies qui sont ou ont été en continuité avec les prolongements cytoplasmiques, FIG. **82**, **83**.

La continuité avec le micropyle, ou du moins une contiguïté accompagnée d'adhérence, apparaît déjà dans les coupes qui n'ont pas subi de rétraction, FIG. **82**, **83**. Dans quelques cas où toute la région antérieure de la membrane vitelline se déprime sur l'ovocyte, en faisant naître entre elle et l'épithélium un vide de rétraction, le conducteur peut se montrer étiré en une forte colonne verticale ou en un simple filament grêle, suivant ses dimensions, FIG. **84**, **88**. Cette dernière figure donne lieu à cette remarque, au sujet de l'entomicropyle, que sa substance constitutive est assez molle et assez flexible, malgré son épaisseur, pour s'élever en cône sous l'effort de traction exercé par le conducteur. La FIG. **87**, où le conducteur se montre détaché de l'entomicropyle, mais terminé en cône, semble correspondre à un cas de rétraction où l'étirement serait allé jusqu'à la rupture. Inutile d'ajouter que l'adhérence à l'entomicropyle est rendue plus grande par la pénétration de la substance du conducteur dans le tunnel perforant, quand il existe, ou dans l'excavation incomplète qui peut en tenir lieu.

L'état homogène qui caractérise la formation définitive ne s'établit que par degrés, surtout dans la zone de continuité avec le cytoplasme épithélial.

Souvent, dans certaines espèces et à des stades encore jeunes, il serait difficile de dire si on a devant soi des corps cytoplasmiques fusionnés, à structure surtout marquée dans le sens de la hauteur, ou à un conducteur caractérisé, FIG. 85, 88. De toutes façons il est relativement fréquent d'observer dans la formation une structure rayonnante simple, FIG. 88, ou compliquée de zones irrégulières alternativement plus claires et plus obscures, FIG. 84, 87 [1], 89, 90.

Un certain nombre d'images soulèvent des questions auxquelles il est impossible de faire présentement une réponse catégorique.

Faut-il voir dans le conducteur une masse non seulement homogène dans sa substance constitutive, mais encore pleine et ne devenant perméable aux spermies que grâce à un travail mécanique et chimique de forage, ou bien une formation parcourue par des voies libres? La première hypothèse est de beaucoup celle qui s'accorde le mieux avec la plupart des aspects observés. On en rencontre néanmoins qui tendraient à appuyer la seconde, celui p. ex. qu'on a cherché à rendre dans la FIG. 89, où se voit un peu vaguement un canal arqué, coupé en long dans la partie distale (définie par rapport aux cellules) du conducteur, et en travers dans sa partie proximale. On trouve même des apparences de canaux multiples, mais jamais ces images ne se sont présentées avec une évidence capable d'exclure tout doute sur leur signification.

Un autre point qu'il faut laisser quelque peu indécis, c'est la question de savoir si le conducteur micropylaire existe chez toutes les espèces ou seulement chez quelques-unes. Il est manifeste qu'il se développe principalement aux dépens des cellules micropylaires, dont l'existence est générale chez les Muscides et qui doivent bien se comporter partout d'une façon comparable; dès lors il serait surprenant qu'il n'existât point partout. Mais il peut demeurer très réduit et ne pas se projeter ou ne se projeter qu'à peine en dehors des enveloppes. Ainsi s'expliquent probablement les FIG. 91, 94 relatives à *Carcelia*, où l'on ne reconnait pas de conducteur jeune, et la FIG. 97, où l'on n'en voit pas non plus de définitif. Cette dernière figure reproduit seulement le profil de la partie antérieure de l'œuf tout à fait mûr; la saillie polaire qu'on y remarque pourrait, à première vue, être prise pour un conducteur, mais le rapprochement avec la coupe médiane, FIG. 96, montre qu'il s'agit d'une saillie ectomicropylaire.

---

(1) Les traits rayonnants ont été légèrement forcés par le graveur, dans cette figure.

e. Ectomicropyle.

1. *Type de* Compsilura concinnata. — L'œuf de cette espèce fournit un exemple du développement de l'ectomicropyle dans le cas où le chorion demeure définitivement à l'état de fine membrane peu ou pas structurée.

Dès que cette enveloppe peut être identifiée, dans la région antérieure de l'œuf, sous la forme d'une pellicule homogène très colorable, le rudiment de l'ectomicropyle s'y montre comme une simple solution de continuité, réservée au-dessus de l'entomicropyle et livrant passage au conducteur. Une rétraction artificielle assez prononcée, tendant à entrainer en arrière la région antérieure de l'œuf avec ses enveloppes, ne fait ici que favoriser l'observation en déterminant un allongement du conducteur qui s'effectue aux dépens de son épaisseur et par suite laisse libre le bord de l'orifice ectomicropylaire, FIG. **84**, *c*. On voit aisément, en tenant compte des faits déjà exposés, qu'il faut considérer cet orifice comme une place où il ne se forme pas de chorion ordinaire, parce qu'au moment où les cellules choriogènes entrent en activité elle est occupée par un corps de formation plus précoce. Dans l'espèce dont il s'agit, il est notablement plus large que le pertuis *p* de l'entomicropyle.

Cette FIG. **84** correspond à un stade assez avancé; l'état de choses qu'elle met sous les yeux est à peu près celui qu'on pourrait déduire de la silhouette de l'œuf mûr examiné *in toto*, FIG. **20**. Le chorion n'a guère qu'à compléter son épaisseur, autour de l'orifice, et à prendre les très petits reliefs superficiels signalés dans la description extérieure. Il n'a pas été observé de pointes aciculaires comparables à celles qui, chez *Vibrissina*, servent de squelette de soutien au conducteur; s'il en existe, il faudrait les considérer comme des détails de formation plus tardive.

Au lieu de s'allonger en se rétrécissant, comme dans l'œuf qui a fourni la FIG. **84**, le conducteur peut au contraire s'affaisser sur l'orifice micropylaire et le déborder. Dans ces conditions, une coupe non exactement axiale, qui n'intéressera pas l'orifice même, montrera le chorion sous la forme d'une pellicule mince, homogène, très colorable, interposée entre la membrane vitelline et le conducteur; telle est, semble-t-il, l'interprétation qu'il faut donner de la FIG. **82**.

2. *Type de* Fausta radicum. — Parmi les espèces ovi-larvipares à chorion très délicat et flexible, mais pourtant nettement structuré, celle-ci fournit d'assez bonnes images de l'ectomicropyle en voie de développement.

La FIG. 88 en reproduit le plus jeune stade qui ait été identifié. Sur le contour latéral de l'œuf, le chorion a déjà par places sa structure définitive (côté gauche de la figure). Sur le devant, il n'est encore représenté que par une ébauche en forme de membrane épaisse sans accidents, ne retenant pas l'hématoxyline ferrique, perforée d'une large ouverture médiane par laquelle descend le conducteur. Cette ébauche est demeurée en place, tandis qu'à la suite d'une rétraction de l'ovoplasme provoquée par les traitements la membrane vitelline s'est déprimée au-dessous d'elle. Les lèvres de l'orifice sont coupées net; elles ont retenu le colorant, ce qui suppose sans doute que la substance constitutive y est plus condensée que dans le reste de l'ébauche.

Sur les FIG. 87 et 90, relatives à un stade légèrement plus avancé, le chorion constitue dans la région micropylaire une pellicule mince, très colorable parce que condensée, offrant quelques saillies externes, dont une, tout à fait marginale, est assez accentuée.

Le croquis FIG. 89 est emprunté à un œuf presque prêt à quitter l'ovariole, comme l'indique la résorption considérable subie par la chambre nourricière; on peut croire que l'image traduit l'état de choses définitif ou presque définitif. La membrane vitelline est mince et colorée, sauf dans la région micropylaire où elle est épaisse, chamarrée de noir et de pâle (HEIDENHAIN) et déprimée vers l'ovoplasme. Le chorion est bien formé partout, assez délicat et ouvragé au-dessus des parties minces de la membrane vitelline, épais et homogène dans la région micropylaire. L'orifice médian s'ouvre dans une assez vaste cavité lenticulaire comprise entre le chorion et la membrane vitelline, qu'il faut sans doute regarder comme artificielle, en grande partie au moins, et due à la dépression rétractionnelle de cette dernière membrane. Les lèvres mêmes de l'orifice sont irrégulièrement amincies, mais en même temps renforcées par une crête assez saillante qui naît à une petite distance de la perforation et s'incurve en dedans. Tout cet ensemble anfractueux, constitué par le pertuis micropylaire, la cavité en forme de lentille qui le prolonge en dessous et la gorge annulaire qui le complète en dessus, est éminemment propre à soutenir le conducteur.

3. *Type de* Carcelia . — Il s'agit d'une espèce ovipare dont le chorion est notablement plus épais que celui des larvipares. Déjà remarquable par son entomicropyle et par l'absence d'un conducteur bien développé, cette espèce l'est encore par la disposition toute nouvelle de son ectomicropyle.

A un stade où le chorion a sa structure définitive et son épaisseur à peu près complète en dehors de la région micropylaire, l'ectomicropyle n'est encore qu'à moitié formé. Il se présente alors en coupe médiane comme une partie du chorion demeurée mince et sans structure, irrégulièrement excavée en dehors et limitée par deux saillies qui sont la section d'une crête annulaire en voie de croissance.

C'est l'état de choses représenté FIG. **94**, dans un dessin d'ensemble correspondant aux mêmes conditions que les figures précédemment examinées; pour plus de netteté, les enveloppes seules ont été reproduites à part et à un plus fort grossissement, FIG. **93**. On reconnait que le chorion banal, *c*, réalise le type à deux pellicules limitantes réunies par des piliers perpendiculaires, la limitante externe étant relativement épaisse et les piliers s'élargissant à leurs extrémités, si bien que les intervalles compris entre eux prennent l'aspect de cavités arrondies. Le rudiment ectomicropylaire peut être considéré comme une région choriale où les deux limitantes seraient confondues en une seule membrane, le plancher de l'excavation γ, qui semble se continuer en dessous par une matière assez granuleuse interposée entre l'ecto- et l'entomicropyle. Cette partie est achevée, tandis que les saillies α, β, sont destinées à se compléter; elles sont visibles dans toutes les coupes médianes, à quelque azimuth qu'elles correspondent, et donc représentent la section d'une crête annulaire mince; c'est accidentellement que dans la coupe dessinée elles se montrent inclinées dans un même sens.

La FIG. **94** permet de remarquer entre les saillies un espace clair que l'on croirait vide; il est dû à un retrait des cellules micropylaires survenu après la formation du plancher : si ces cellules chorionisent encore ultérieurement, elles ne pourront que donner naissance à une voûte tendue au-dessus de α, β.

La FIG. **95** est relative à un stade un peu plus avancé. Les rapports des parties y sont assez troublés, ainsi qu'il arrive presque forcément dès que le chorion devient par trop imperméable aux réactifs; malgré cela, les parties elles-mêmes sont aisées à identifier par comparaison avec la figure précédente, à la seule condition de supprimer idéalement le vide de rétrac-

tion *r*. Les deux saillies qui correspondent à α, β, s'inclinent ici fortement l'une vers l'autre en circonscrivant une cavité encore ouverte en dehors, appelée à être fermée par une voûte arrondie déjà indiquée par une pellicule à peine arrêtée; dans cet exemplaire, la voûte obturatrice est moins large que le plancher.

La FIG. 96 est la coupe médiane de l'ectomicropyle définitif, lequel forme au pôle antérieur de l'œuf une saillie obtuse, FIG. 97. Un dôme obturateur perforé de plusieurs pores s'est développé tardivement au-dessus de la crête annulaire, conformément aux indications relevées sur les figures précédentes, et par là l'excavation primitive se trouve transformée en une chambre intrachoriale relativement spacieuse. On dirait qu'au lieu de chorioniser d'une façon continue, comme les cellules formatrices de la saillie qui devient la paroi latérale de la cavité, les cellules micropylaires médianes ont eu deux périodes d'activité correspondant à la formation du plancher et de la voûte, séparées par un repos correspondant à l'espace vide. Mais il serait plus conforme aux notions acquises sur les changements brusques survenant parfois dans l'activité des cellules choriogènes (ch. II), de concevoir que les cellules dont il s'agit ont élaboré ici successivement : une formation solide, le plancher, une formation liquide occupant la cavité qui parait vide et une dernière formation solide, la voûte perforée. La matière liquide ou équivalemment telle qui remplit la cavité ectomicropylaire, et sans doute aussi les pores qui y donnent accès, ne serait alors qu'une sorte de conducteur demeuré rudimentaire.

Une question importante, que les figures étudiées posent sans la résoudre, c'est de savoir comment la chambre choriale, véritable vestibule micropylaire, est mise en communication avec l'entomicropyle. On se serait attendu à trouver des perforations au plancher comme à la voûte; il a été impossible d'en découvrir, même en appliquant à des préparations paraissant bonnes, l'objectif 1,40. Sans affirmer catégoriquement leur absence, des détails de cette nature pouvant aisément échapper à l'observation, il faudrait donc admettre que les spermies, une fois parvenues dans le vestibule, où elles sont d'ailleurs mécaniquement protégées, ont à effectuer un travail complémentaire de forage. La pellicule qui reste à traverser peut être modifiée chimiquement, et malgré sa continuité manifeste avec la limitante interne du chorion banal, elle semble avoir une assez faible consistance.

f. Coup d'œil d'ensemble.

1. *Remarques sur l'origine.* — L'appareil micropylaire est imputable en commun à l'activité morphogénique de l'ovocyte et à celle de certains éléments maternels, cellules micropylaires et cellules communes de l'épithélium péri-ovocytaire.

L'intervention de l'ovocyte dans la réalisation de dispositifs en rapport avec la pénétration de la cellule ♂ se manifeste quelquefois par la formation d'un amas de matériel ovoplasmique condensé, bien distinct des enveloppes, apposé du dedans au-dessous du micropyle et pouvant être temporaire *(Compsilura*, FIG. 81, *esm)*. Cette intervention est en tout cas la règle dans le développement de l'entomicropyle, qui n'est qu'une région différenciée de la membrane vitelline et comme telle provient à la fois de l'ovocyte et des cellules maternelles.

Les éléments désignés dans les descriptions qui précèdent sous le nom de *cellules micropylaires* ont une origine à part, déterminée avec précision par GROSS chez les Syrphides et qui se retrouve chez les Muscides entomobies. Leur rôle peut être en même temps un peu variable d'une espèce à l'autre, et multiple chez la même espèce, au moins dans le sens où on doit considérer comme multiple le fonctionnement des cellules ventrales, dans le cas d'un chorion adhésif : toujours elles contribuent à la formation de l'entomicropyle durant la première période de leur activité morphogénique; plus tard, seules ou avec les cellules choriogènes ordinaires immédiatement voisines, elles forment le conducteur chez les espèces où il prend tout son développement *(Compsilura*, *Fausta)*, et alors elles n'interviennent dans la formation de l'ectomicropyle qu'en réservant la place de l'orifice médian; ou bien elles forment la partie centrale de l'ectomicropyle avec le conducteur plus ou moins développé qui peut s'y adjoindre *(Carcelia* et aussi *Calliphora* chez les Muscides communes).

Parmi les cellules choriogènes banales, celles qui interviennent dans la formation de l'appareil micropylaire sont celles qui, après avoir fait partie de l'épithélium latéral de la chambre ovocytaire, ont glissé en avant à l'époque de la grande résorption des nourricières et sont venues s'accoler aux micropylaires. On doit leur attribuer, en plus d'une participation à la formation de l'entomicropyle, la formation exclusive des parties de l'ectomicropyle qui s'étendent plus ou moins loin, autour de l'orifice médian, sous la forme d'une zone choriale modifiée.

2. *Remarques générales sur les parties constitutives.* L'entomicropyle est la première en date. C'est une région de la membrane vitelline notablement épaissie, offrant à son milieu un pore réel *(Compsilura)*, ou une place de moindre résistance plus claire dans les préparations convenablement décolorées *(Micropalpus)*, ou n'y montrant aucune particularité saisissable, et prenant graduellement en dehors les caractères de la membrane vitelline banale. L'épaississement peut se localiser et affecter la forme d'une protubérance interne *(Blepharidea)*, ou celle d'un appendice pédiculisé plongeant dans l'ovoplasme *(Carcelia)*.

Le conducteur micropylaire est, de par son origine et dans les espèces où il atteint tout son développement, une étroite région choriale différenciée, visible chez beaucoup d'espèces bien avant la zone de chorion moins modifié qui se développera plus tard autour de lui. La substance qui le constitue, au moins dans sa région distale, paraît assez voisine de celle qui forme l'entomicropyle pour qu'il puisse s'établir entre les deux une véritable continuité. Malgré des apparences fréquentes d'entière homogénéité à l'état définitif, malgré des réactions chromatiques distinctes à la fois de celles de l'ectomicropyle et de l'entomicropyle [1], et qui tendraient souvent à faire considérer le conducteur comme un simple amas de substance dégénérative, la structure réticulo-fibrillaire qu'il offre à l'état jeune et des indices de voies internes, trop fréquents pour pouvoir être totalement négligés, doivent faire admettre qu'il s'agit plutôt d'une différenciation choriale tendant vers un état limite très voisin d'un état gélatinoïde. Le conducteur a une véritable importance dans la genèse de l'ectomicropyle, en ce sens qu'il réserve d'avance la place du pertuis médian. Lorsque le conducteur n'est que modérément saillant en dehors, on trouve en général que sa formation est retardée, les cellules formatrices élaborant tout d'abord une zone de chorion ordinaire; lorsqu'il n'est pas du tout saillant et semble faire défaut, il paraît néanmoins représenté par la substance molle et claire qui remplit le ou les pertuis médians et la cavité qui peut leur faire suite.

L'ectomicropyle est, par rapport à l'enveloppe externe de l'œuf, ce qu'est l'entomicropyle par rapport à son enveloppe interne, une région différenciée. Il contient un pertuis simple ou multiple, le micropyle proprement dit, et une zone périmicropylaire modifiée qui, en dehors, passe

(1) Dans le mélange induline-éosine p. ex., le conducteur seul devient bleu-verdâtre, chez *Calliphora*, les enveloppes prenant une teinte violet-rouge.

graduellement aux caractères du chorion banal. Chez les espèces où le conducteur est très développé, le pertuis est très large et traverse toute l'épaisseur de l'enveloppe; parmi celles où il est très réduit, *Carcelia* montre des pores multiples qui s'ouvrent dans une chambre intrachoriale, au lieu de s'ouvrir directement sur l'entomicropyle.

g. Rapprochement avec les Muscides communes à larves créophages.

Puisque ce sont les Muscides communes (g. *Calliphora*, *Lucilia*...) qui ont servi aux premières observations sur le micropyle, et auxquelles se rapportent plus ou moins directement bien des données devenues classiques sur l'imprégnation de l'œuf d'Insecte, il y aurait un véritable intérêt à préciser jusqu'à quel point les résultats exposés ci-dessus se retrouvent dans ces espèces. A défaut d'une étude suivie et détaillée, quelques simples indications, relatives à des stades particulièrement caractéristiques, serviront de première orientation à cet égard.

Il existe chez ces espèces des cellules micropylaires qui viennent à un moment donné s'installer au pôle antérieur de l'ovocyte, où elles forment un ilot médian d'abord isolé. Un peu après, l'épithélium latéral vient se mettre en continuité avec ce massif, et la chambre nourricière, qui est entrée alors dans sa période de résorption rapide, se trouve ainsi séparée de la chambre ovocytaire par une cloison encore plus semblable aux autres régions de l'enveloppe choriogène que ce n'est le cas pour les entomobies.

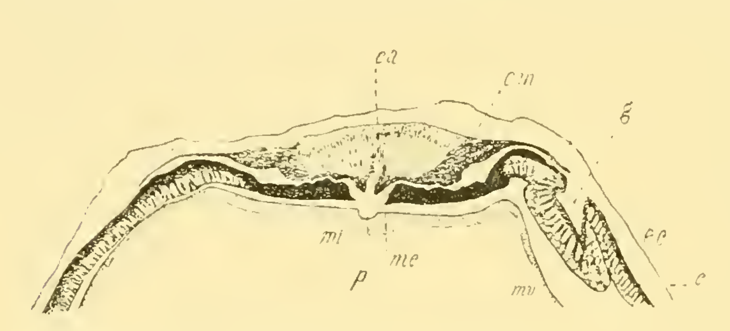


Fig. 9_t. Appareil micropylaire de *Lucilia* (d'après une coupe menée obliquement par rapport à la gouttière).

c, chorion; — *ca*, canal axial?; — *cm*, conducteur micropylaire; — *ec*, épithélium choriogène (non dessiné); — *g*, gouttière; — *me*, ectomicropyle; — *mi*, entomicropyle; — *mv*, membrane vitelline; — *p*, pore entomicropylaire incomplet.

L'entomicropyle se présente, chez *Calliphora*, comme une partie de la membrane vitelline modérément épaissie; chez *Lucilia*, l'épaississement proémine dans l'ovoplasme comme dans le cas de *Blepharidea*, et se montre creusé en dehors d'une cavité paraissant demeurer incomplète, fig. 9_t, *mi*, *p*.

L'ectomicropyle comporte un pertuis simple, étroit, en entonnoir, creusé au milieu d'une large dépression en forme de cuvette dont le bord externe se relève en un pli plus ou moins saillant. Le fond de la cuvette se présente souvent dans les coupes comme une zone choriale homogène; pourtant les bonnes coupes y montrent, chez *Calliphora*, une palissade de gros filaments irréguliers et inégaux, implantés sur une pellicule interne effectivement homogène; ces filaments sont flottants en dehors, plus distincts et plus longs au voisinage immédiat du pertuis où ils forment sur les coupes deux touffes divergentes, FIG. 10*t*, *me*.

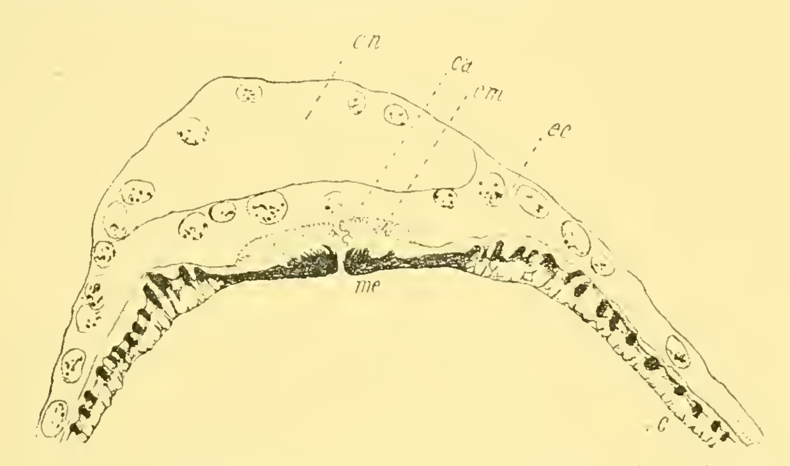


FIG. 10*t*. Ectomicropyle et conducteur de *Calliphora*, d'après la coupe médiane d'une chambre très avancée.

c, chorion; — *ca*, canal axial?; — *cm*, conducteur micropylaire; — *cn*, reste de la chambre nourricière; — *ec*, épithélium choriogène; — *me*, ectomicropyle hérissé de filaments surtout distincts au bord du pertuis médian.

Le conducteur n'a pu être observé qu'à des stades assez avancés. On dirait, d'après la FIG. 10*t*, qu'il ne se différencie que tardivement, après l'ectomicropyle, sous la forme d'une masse claire largement arrondie en dehors, paraissant comme découpée dans la zone cytoplasmique interne de l'épithélium. Il est nettement structuré; on peut aisément y reconnaître une trame réticulo-fibrillaire qui est en continuité avec le réticulum des cellules formatrices. Ses affinités chromatiques diffèrent à la fois de celles de l'épithélium et de celles du chorion : dans une teinture aqueuse de bleu de Lyon additionnée de très peu d'éosine il se colore en bleu pur, tandis que l'épithélium et le chorion prennent un ton bleu-violet, indiquant un mélange de substance cyanophile et de substance éosinophile.

Dans diverses préparations se sont montrés des indices d'un tunnel irrégulier intérieur ou conducteur, dont les parois tendraient à apparaître

en coupe comme deux fortes trabécules parallèles, FIG. 10*t*, *ca*. Ces traînées, que l'on serait porté tout d'abord à interpréter comme de simples membranes des cellules micropylaires, ne correspondent pas nécessairement aux limites communes de ces éléments, parfois même elles aboutissent plutôt à un noyau. Au demeurant, néanmoins, il s'agit de détails jusqu'ici mal caractérisés et on ne peut affirmer l'existence d'un vrai canal que sous la réserve de confirmations ultérieures.

Sur la FIG. 9*t*, qui se rapporte à un stade beaucoup plus avancé, le conducteur, devenu complètement homogène, a simplement l'aspect d'une goutte de mucosité. On peut reconnaître sur la préparation même que sa substance s'étend sous la forme d'une couche très délicate bien au-delà de la masse principale (couche de MEISSNER). L'épithélium est totalement épuisé et en dégénérescence.

h. Rapprochement avec les Mellifères.

L'œuf de bourdon ayant été utilisé concurremment avec celui de mouche pour définir la signification des enveloppes en général et celle des divers constitutifs de l'appareil micropylaire en particulier, une étude rapide de ce type serait ici indiquée. A son défaut l'abeille, où toutes choses paraissent bien se présenter de la même manière, nous fournira quelques renseignements comparatifs.

Rappelons que chez ces insectes la chambre ovocytaire et la chambre nourricière correspondante demeurent très distinctes jusqu'à la formation de la membrane vitelline. Elles communiquent alors entre elles par une solution de continuité ménagée dans les deux enveloppes épithéliales, qui sert au passage des matériaux nutritifs fournis à l'ovocyte et, en dernier lieu, à celui des grandes cellules nourricières elles-mêmes. Au moment où s'accomplit ce dernier processus, la chambre nourricière se réduit subitement et se transforme : les cellules épithéliales s'y dispersent sans ordre en un amas lâche, ordinairement déjeté latéralement par rapport à la chambre ovocytaire devenue très grande, FIG. 98 et 99, *ct*; beaucoup de noyaux y sont bien conservés, mais les limites cellulaires n'y sont pas distinctes; on dirait que les corps cytoplasmiques se sont fusionnés en un amas vacuoleux emprisonnant çà et là des restes dégénératifs divers.

L'entomicropyle jeune comporte un large orifice ménagé au milieu d'une région épaissie de la membrane vitelline. Les bords en sont d'aspect

assez variable : coupés droit ou obliques et relevés, FIG. 98, en biseau ou excavés, FIG. 99, ces différences accidentelles tendant sans doute à s'effacer lors de la formation du chorion. Tout porte à croire que l'orifice occupe la place même de l'isthme primitif et doit son existence à ce que les cellules choriogènes ont jusqu'ici fait défaut à cet endroit.

Cet état dure peu. Avant que le reste de la chambre nourricière ait eu le temps de se modifier, on trouve que l'enveloppe épithéliale est devenue complète en avant de l'ovocyte et on constate que la région du futur micropyle externe est occupée par des cellules beaucoup plus étroites que les cellules ordinaires, FIG. 99, *fm*, dont l'allure générale rappelle de près celle des micropylaires des Muscides. Qu'elle en est l'origine? Faut-il croire que ce sont des éléments de l'enveloppe ovocytaire repoussés vers ce point par une pression latérale résultant de l'intercalation d'éléments néoformés; doit-on supposer plutôt qu'il s'agit de cellules ayant fait partie de la chambre nourricière? La question ne pourrait être résolue qu'en remontant sans discontinuité du stade actuel à celui des chambres communiquant librement.

Les deux FIG. 100 et 101 sont destinées à fournir quelques renseignements sur les enveloppes de l'œuf mûr, prêt à abandonner l'ovaire; seulement l'œuf auquel on les emprunte a été traité dans des conditions accidentelles d'ou résulte pour la coupe d'ensemble un aspect insolite, sur lequel il convient de faire avant tout quelques remarques.

Sous l'influence de causes difficiles à définir, ayant agi en tout cas sur plusieurs œufs dans les ovaires d'une même reine probablement malade, la membrane vitelline et le chorion ont cédé à un excès de pression interne, et une extraovation s'est produite. Ce qu'il y a d'assez remarquable dans le cas, c'est que l'extraovat s'est répandu tout autour de l'œuf en une couche régulière, non point en passant entre les deux enveloppes, bien qu'elles soient partout libres l'une sur l'autre, mais en coulant entre le chorion et l'épithélium. La zone accidentelle ainsi formée offre la même structure que le corps de l'œuf, avec en moins seulement les corpuscules protéiques très colorables qui parsèment la trame de celui-ci. L'épithélium est très aplati et très réduit, sauf aux deux régions qui correspondent respectivement au micropyle et à la surface adhésive postérieure; la substance de l'œuf s'est appliquée sur cette enveloppe très intimement, si bien qu'on n'aperçoit entre les deux aucune ligne de démarcation.

Cet œuf est utilisé ici malgré son état non normal, parce que l'accident

dont il est frappé a eu pour résultat de maintenir à proximité l'une de l'autre les deux enveloppes, ce qui permet de mieux apprécier leurs caractères respectifs et leur allure. La membrane vitelline, qui a commencé par être très épaisse, se trouve actuellement ramenée à l'état de pellicule délicate, demeurant toutefois un peu plus forte que le chorion (même dans l'œuf pondu). Cette dernière enveloppe est homogène et extrêmement fine [1].

La région micropylaire est représentée à part sous un plus fort grossissement dans la FIG. 101. Le large orifice de l'entomicropyle est indistinct (accidentellement?). L'ectomicropyle *em* comprend un ensemble de canaux creusés dans une substance homogène et disposés en un faisceau conique à sommet tourné vers l'œuf; ce sommet est prolongé par une traînée irrégulière qui correspond probablement à la substance granuleuse dont il a été question à propos de *Carcelia*. Il est assez probable que de face on verrait un ensemble de pores, et que les canaux ont été formés par les cellules *fm* de la FIG. 99 suivant le mécanisme étudié à propos du gâteau d'abeilles de *Gymnosoma*.

La silhouette de l'œuf pondu, examiné à frais *in toto* en milieu peu réfringent, ne montre pas de conducteur micropylaire exserte. Il est néanmoins vraisemblable que les canaux sont remplis d'une substance molle ou liquide fonctionnant comme un conducteur réduit.

Si incomplètes qu'elles soient ces données permettent d'entrevoir qu'au point de vue du développement de l'appareil micropylaire on ne saurait guère établir, entre deux groupes aussi éloignés que les Muscides et les Apides, un parallélisme susceptible d'être poursuivi dans les détails, mais que l'on y peut relever néanmoins des traits communs, tels l'épaississement considérable de toute la région antérieure de la membrane vitelline, la formation d'un orifice médian par simple arrêt local des processus qui donnent naissance à cette membrane, l'existence de cellules micropylaires spéciales. Chez les hyménoptères, l'origine de ces éléments reste à préciser. Leur manière de travailler est autre que chez les diptères : au lieu d'aboutir à la formation d'un conducteur proprement dit ou d'un système en tenant lieu, elles donnent naissance à un ensemble de canaux que tout porte à rapprocher d'une formation alvéolée et qui serait, parmi les différenciations micro-

[1] Vu de face le chorion montre un très délicat carrelage déjà remarqué par LEUCKART, mais je n'ai pu reconnaitre sur les coupes aucune trace de structure.

pylaires, l'équivalent de la couche en gâteau d'abeille de *Gymnosoma* parmi les formations adhésives; mais dans un cas comme dans l'autre il s'agit toujours d'une simple modalité de l'activité choriogène.

i. Revision et critique des données bibliographiques.

En plus des données intéressant l'étude extérieure de l'appareil micropylaire dont on a tenu compte plus haut, les observateurs qui se sont occupés des Muscides ou des groupes voisins en ont publié d'autres qui se rattachent à l'étude interne ou au développement de ces formations.

1. MEISSNER (54) déjà a reconnu chez *Musca vomitoria (Calliph. erythroc.)* l'existence d'un orifice micropylaire percé dans la membrane vitelline et soudé par ses bords à l'orifice correspondant du chorion. A la question de savoir comment se forment ces deux orifices, il répond qu'on ne peut rien dire du premier, mais que celui-là peut agir comme déterminant par rapport au second, dans ce sens que les cellules folliculaires, dont la fusion partielle donne naissance au chorion, — l'auteur se fait ici l'écho d'une ancienne idée de STEIN totalement abandonnée, — ne se fusionnent pas au-dessus de l'orifice préexistant.

MEISSNER touche là deux points : 1° l'existence d'un pertuis intéressant à la fois chorion et membrane vitelline, 2° la soudure des deux enveloppes par les bords de ces orifices. Divers observateurs ont confirmé postérieurement l'un et l'autre, tout en publiant des données qui semblent les contredire.

C'est ainsi que WEISMANN (64), après s'être simplement référé à MEISSNER pour la disposition du micropyle (op. cit., p. 45 du tiré à part), ne s'occupe plus de soudure dans sa fig. 52 (Taf. IV), où il représente un œuf rétracté, très correctement entouré de sa membrane vitelline, celle-ci n'ayant aucun rapport avec le micropyle chorial.

Même remarque à faire à propos de HENKING (88), qui, tout en affirmant la soudure, avec MEISSNER et LEUCKART (op. cit., p. 297), donne, fig. 7, une coupe médiane de la chambre ovocytaire où chorion et membrane vitelline sont partout très indépendants.

Les coupes de première exploration faites à l'occasion du présent travail dans les ovaires des Muscides communes : *Lucilia*, *Calliphora*, FIG. **9***l*, **10***l*, n'ont montré qu'une superposition sans soudure. Parmi les entomobies, la plupart des espèces étudiées n'ont présenté aucun indice d'adhérence,

mais chez quelques-unes : *Carcelia cheloniæ, Bigonichæta setipennis, Paraplagia trepida*, les deux sortes de parties paraissent bien être soudées. D'ailleurs, même lorsque les lèvres des orifices demeurent libres en elles-mêmes, le conducteur qui les traverse tous deux ou qui, après avoir traversé l'orifice chorial, vient se souder sur l'entomicropyle imperforé, constitue une liaison matérielle qui pourra, suivant les cas, céder ou résister aux rétractions qui tendent à la rompre, ce qui suffirait à expliquer en grande partie la diversité des résultats observés ([1]). Il convient d'ajouter que l'orifice entomicropylaire, très distinct dans un grand nombre de cas, se dissimule aisément.

Que s'il s'agit d'assigner les déterminants premiers des pertuis, nous sommes aujourd'hui à peine plus avancés qu'au temps de MEISSNER. Dans le cas de l'entomicropyle, lorsqu'il existe antérieurement à la formation de la membrane vitelline un isthme ovoplasmique faisant communiquer les chambres ovocytaire et nourricière, rien n'empêche d'accepter l'idée de LEYDIG et d'admettre que la place du futur orifice micropylaire est marquée d'avance par cette bande ([2]); mais lorsque tout est identique autour de cette place, ainsi qu'il arrive beaucoup plus généralement, il ne semble pas qu'on puisse chercher le déterminant en question en dehors des causes intrinsèques qui gouvernent l'évolution et la morphogénie de l'œuf. Dans le cas de l'ectomicropyle, le conducteur, s'il préexiste, paraît bien fonctionner comme déterminant du pertuis; s'il n'y a pas de conducteur, la question doit être discutée à part pour chaque espèce et ne paraît pas comporter toujours une solution indiscutable.

2. STUHLMANN (86), toujours à propos de la mouche à viande, a appelé l'attention sur un détail qui, suivant toute vraisemblance, appartient objectivement à l'entomicropyle; il le représente dans sa fig. 103. C'est une tache hémisphérique, - ein halbkugelförmiger Fleck -, que l'auteur s'efforce de distinguer de la membrane vitelline, préférant l'envisager comme une sécrétion de l'ovoplasme ou un produit de transformation d'une partie de sa masse.

On peut effectivement rencontrer chez les Muscides des condensations

([1]) LOWNE (93-95) affirme d'après ses coupes, en conformité avec LEYDIG (1866), que la membrane vitelline adhère au micropyle, chez *Calliphora erythrocephala*.

([2]) KORSCHELT (87*a*, p. 222) ne pense pas que la communication entre les deux espèces de chambres se maintienne jusqu'au développement du micropyle. Il incline davantage à admettre un mode de formation rappelant celui des canaux-pores du chorion

sous-micropylaires de l'ovoplasme qui vérifient en partie la description de STUHLMANN; on en a vu plus haut un exemple dans *Compsilura*. Mais ce sont des formations dont la nature ovoplasmique se révèle par tout un ensemble de caractères : texture, réactions chromatiques, délimitation moins nette du côté du corps principal de l'ovocyte que du côté de la membrane vitelline. La figure de STUHLMANN indiquerait plutôt un épaississement de cette dernière membrane, tout à fait comparable, aux franges près, à celui de *Blepharidea*, FIG. 77, ou mieux encore à celui de *Lucilia*, FIG. 9*t*. L'auteur, il est vrai, a repoussé d'avance cette idée : « Dass aber doch zu der Dotterhaut nicht in unmittelbarer Beziehung steht », dit-il, « beweist erstens, dass es stets scharf gegen dieselbe abgesetzt ist; und zweitens, dass es mit Carmin sich etwas heller als die Dotterhaut färbt » (op. cit., p. 52). Seulement, des deux raisons alléguées, la première est en contradiction avec la figure elle-même et la seconde manifestement faible.

3. L'important mémoire de HENKING (88), déjà cité ci-dessus à propos de celui de MEISSNER, contient diverses données sur *Musca vomitoria*, confirmatrices en général de celles de MEISSNER et de LEUCKART, et plusieurs des figures montrent que l'auteur a eu sous les yeux des stades assez caractéristiques de l'appareil micropylaire en voie de développement. Malheureusement, les explications de ces figures sont un peu sommaires; des détails comme l'épaississement sous-micropylaire de la membrane vitelline, fig. 7, ne sont pas interprétés et l'identification de cette membrane, ici définitivement modelée, avec le rudiment épais et vacuoleux de la fig. 10, n'est pas faite; ce rudiment, enfin, est simplement interprété comme chorion.

Une circonstance plus importante encore à rappeler, pour montrer ce qu'était pour HENKING l'appareil micropylaire de la mouche à viande pris au complet, c'est qu'il y rattachait la « Schalenrinne ». C'est une vue reprise depuis par THOMPSON LOWNE, dont il faut dire quelques mots à propos du livre de cet auteur.

4. Les idées particulières de LOWNE (93-95) sur le chorion et le micropyle ont fait un peu plus haut (étude extérieure de l'ectomicropyle) l'objet de quelques remarques. Il suffira de parler ici de sa manière de comprendre la *gouttière dorsale*.

Il s'agit d'une invagination choriale très caractéristique de tout un groupe de Muscides, qui a donné lieu aux interprétations les plus diverses. LEUCKART (55) y voyait avant tout un dispositif destiné à faciliter l'éclosion. HENKING (88), sans rejeter la possibilité de ce rôle, constatait que cette gout-

tière est apte en outre à servir à la respiration; pourtant, sa destination principale était à ses yeux de guider les spermies dans leur progression vers le micropyle. Lowne (95), renchérissant sur cette idée, voit dans la gouttière dorsale un *canal micropylaire*, reste intéressant d'une disposition ancestrale qui témoignerait d'une migration du micropyle, primitivement placé au pôle postérieur de l'œuf. Encore une vue originale par laquelle l'auteur de la Blow-Fly est sûr de se séparer des autres embryologistes. Ceux-ci, ne trouvant aucune relation structurale entre la gouttière et le micropyle, jugeront probablement que le diagramme de Lowne, fig. 97, D, construit dans la double hypothèse de la constitution cellulaire du chorion et d'une continuité entre l'orifice micropylaire et la gouttière, est irréductible à l'objectivité.

Le rôle même de voie spermienne, tel qu'il a été imaginé par Henking, et que cet auteur s'est efforcé d'appuyer sur une discussion détaillée des circonstances dans lesquelles l'œuf peut se trouver, lors de la fécondation, conservera probablement peu de vraisemblance pour qui se sera rendu compte, par des observations personnelles, de la disposition de la chambre d'imprégnation. Si l'on peut en juger par ce qui se passe dans les organes rapidement extraits de la mouche et examinés dans l'eau salée, un œuf qui descend de la trompe dans l'utérus est étroitement serré par la paroi très musculeuse de cette chambre et maintenu, grâce à des contractions énergiques, dans une attitude telle que le micropyle corresponde au débouché de l'appareil spermathécal. Les spermies doivent s'engluer directement dans la substance du conducteur. Celles que l'on pourra trouver loin de cette place ne sauraient être considérées que comme des unités surnuméraires, probablement destinées à périr.

La gouttière dorsale, région coquillière essentiellement constituée par une invagination longitudinale où la structure est plus lâche et plus spongieuse que dans les parties voisines, doit à cette circonstance d'être mécaniquement moins résistante. Aussi doit-on reconnaître qu'elle a, au moins accessoirement, le rôle entrevu par Leuckart et admis aussi par Henking, de faciliter l'éclosion. L'idée en est d'ailleurs ancienne. A propos de la mouche bleue de la viande, Réaumur (1738, IV, p. 369) parle de la gouttière comme d'une *languette longitudinale* « qui est ce que l'extérieur de l'œuf a de plus singulier » et observe que « cette languette s'entr'ouvre près d'un des bouts de l'œuf, lorsque le ver fait des efforts pour en sortir ». Une note de Laboulbène (86) sur un œuf de larve créophage indéter-

minée [1], et des observations personnelles faites sur celui de *Mesembrina meridiana*, où la gouttière est du même type que chez *Calliphora* et *Lucilia*, et encore mieux caractérisée comme région à structure lâche, confirment pleinement les données de Réaumur [2].

Mais, si la différenciation d'une structure lâche, dans la gouttière dorsale, entraîne comme conséquence mécanique une diminution locale de la résistance à la rupture, et par le fait même conditionne partiellement le processus de l'éclosion, cette différenciation a néanmoins sa première raison d'être dans la perméabilité aux gaz : le rôle de dispositif respiratoire, admis en seconde ligne par Henking, doit être tenu pour le rôle principal, ainsi qu'il ressort du rapprochement avec d'autres organes pneumatiques du chorion. Nous reviendrons un peu plus loin sur ce point [3].

5. Après les travaux concernant directement les Muscides communes et notamment le *Calliphora erythrocephala*, celui qui nous intéresse le plus ici est le mémoire déja cité de Gross (03). Les cellules micropylaires découvertes par cet observateur chez les Syrphides se retrouvent, comme nous l'avons vu, chez les Muscides, avec leur même origine si spéciale et leur

---

(1) Laboulbène rapporte avoir vu une pièce longitudinale, indiquée dans cet œuf par un double trait (les bords de la gouttière), se détacher sous la pression du couvre-objet en ne demeurant adhérente au reste de la coquille que par un bout.

(2) Tout en reconnaissant que le *canal micropylaire* (la gouttière dorsale) est envahi par l'air peu de temps après la ponte, Lowne (95) ne croit pas qu'il y ait lieu de lui attribuer avec Herold une relation avec la fonction respiratoire.

(3) On peut dire que dans le cas des œufs à gouttière l'eclosion typique comporte l'éclatement de la coquille suivant les deux lignes de moindre résistance dessinées par les bords de cette formation, ou suivant une de ces lignes.

Weismann (64) n'a observé l'éclosion de *Calliphora* que sur des œufs débarrassés au préalable du chorion, mais la façon dont il décrit le phénomène ferait supposer que l'armure buccale de la larve y joue, à ses yeux, le principal rôle (p. 86). L'éclosion consiste au contraire dans un véritable processus de déhiscence, survenant à la suite de violentes contractions musculaires qui accumulent l'hémolymphe dans la région antérieure du corps. La coque, fendue par éclatement, se chiffonne d'ordinaire tandis que la larve s'en échappe, du moins chez les espèces où elle est très délicate, mais si elle est mise dans l'eau avant sa dessiccation elle reprend sa forme et laisse reconnaître une valve d'éclosion rappelant celle dessinée par Laboulbène.

Mesembrina meridiana serait constamment vivipare, d'après N. Holmgren (04, p. 451). Plus exactement c'est une espèce ovi-larvipare. Le développement embryonnaire se fait dans l'utérus, seulement l'éclosion n'a lieu qu'au dehors, après la ponte. Les grandes dimensions de l'œuf et la parfaite distinction de la gouttière permettent d'en suivre à la loupe toutes les particularités; la déhiscence n'a lieu ici que suivant un des bords de la gouttière et la larve se libère sans chiffonner l'enveloppe choriale. L'éclosion, il est vrai, n'a été observée qu'une fois; malgré cela, le fait qu'on ne trouve jamais dans l'utérus des coques vides, comme on en trouve dans les espèces sûrement larvipares, comme *Sarcophaga*, indiquerait déjà que le phénomène est normalement extérieur.

même habitus général; il importe d'examiner s'il y a également parallélisme entre les processus formateurs des diverses parties de l'appareil micropylaire.

Une fois parvenues contre l'œuf, les cellules micropylaires de *Xanthogramma citrofasciata* sécrètent un petit disque qui s'épaissit bientôt en une sorte de coussin (zu einem polsterförmigen Gebilde). Lorsque se forme l'endochorion, il reste au-dessus du Polster un vide, le protoplasme situé au-dessus y envoie un prolongement qui perfore le Polster et qui, se retirant plus tard, laisse un canal, « und die Micropyle ist fertig » (op. cit., p. 109). Le Polster, porteur du canal micropylaire, pourrait être pris pour un épaississement de la membrane vitelline, ajoute l'auteur, mais son mode de formation s'y oppose : c'est une dépendance du chorion, lequel compte trois couches dans la région micropylaire : exochorion, endochorion, Polster.

Chez *Chrysotoxum vernale*, le Polster est presque entièrement soudé à l'endochorion qui le surmonte, preuve qu'il doit bien être rapporté au chorion, non à la membrane vitelline. Il est tout à fait digne de remarque, ajoute Gross, qu'ici le canal micropylaire ne traverse pas complètement le Polster, soit que l'observation soit en défaut, soit que les spermies puissent, grâce à leur tête terminée en pointe, pénétrer sans un orifice préexistant : « Ein so feiner Canal lässt sich natürlich weder an Totalpräparation, noch auf Schnitten mit Sicherheit in seiner ganzen Länge verfolgen. Andrerseits, kann das Polster, das sich tinctoriell immer ähnlich verhält wie der Dotter, ja auch weich genug sein, um den bei den Insekten bekanntlich sehr spitzen Spermatozoenköpfen das Eindringen auch ohne vorgebildete Oeffnung zu ermöglichen » (op. cit., p. 112).

Évidemment ces descriptions seraient bien près de coïncider avec celles qui ont été données ci-dessus d'après les Muscides, si l'on s'entendait sur la manière d'interpréter les enveloppes de l'œuf. Gross fait usage de la terminologie de Korschelt et appelle *Endochorion* la membrane qui, une fois condensée, constitue dans l'œuf mûr ce qui y a été appelé membrane vitelline par Meissner, Weismann, Henking, Korschelt et Heider. Le Polster des Syrphides a tous les caractères d'un épaississement entomicropylaire pouvant être incomplètement perforé, comme la boule plongeante de *Carcelia*, ou la protubérance arrondie de *Lucilia*.

Quelques divergences subsisteraient néanmoins, même après cette unification fondamentale. L'épaississement entomicropylaire de *Carcelia*, p. ex.,

ne précède pas la formation de la première enveloppe de l'œuf, il l'accompagne. D'autre part il se constitue parfois au-dessous du micropyle une masse condensée, plus ou moins correctement individualisée, n'ayant rien de commun avec les enveloppes; tel est l'épaississement ovoplasmique imperforé de *Compsilura*, dont l'existence paraît très contingente et seulement temporaire.

Le rôle attribué par Gross aux prolongements de la masse protoplasmique existant au-dessus du Polster est calqué sur la célèbre théorie des « Porenkanälen » de Leydig, déjà appliquée au micropyle par Korschelt ; cette théorie est commode autant que bien fondée quand il s'agit d'expliquer la formation de parois chitineuses autour d'une cellule chitinogène préexistante (c'est le cas des perforations alvéolaires chez *Gymnosoma*) ; on comprend moins bien des prolongements de substance protoplasmique ordinaire perforant une masse même molle préformée au-dessous d'eux.

Mais en somme, les points de contact entre les Syrphides et les Muscides sont trop nombreux pour que de nouvelles recherches dans les deux groupes n'aboutissent pas à établir une coïncidence plus exacte et plus complète que celle qu'on peut dès maintenant affirmer.

D. Entrée des spermies.

a. Données de l'observation directe sur le phénomène.

La rencontre de spermies pendantes au micropyle équivaut à une vérification expérimentale du rôle de l'organe. A ce titre elle avait pour la biologie générale une importance exceptionnelle qui ne pouvait échapper à Meissner (54), quand il la fit pour la première fois sur *Musca vomitoria*, et l'on comprend encore aujourd'hui le saisissement visible avec lequel il en a rendu compte (op. cit., p. 275). Après lui, Leuckart (55), Leydig (67), Henking (88) ont fait des observations analogues chez la même espèce ou chez d'autres Muscides, et, bien que d'autres groupes d'Hexapodes aient permis aussi de constater plus ou moins directement la pénétration de la cellule mâle, celui-ci demeure un des plus favorables pour l'étude du phénomène.

Les FIG. **17**, **19**, **21**, **22**, **23**, **25** du présent travail, très pareilles pour le fond à celles qu'on trouve dans les mémoires des auteurs cités, donnent une

idée de l'état de choses qui se présente fréquemment, chez les œufs des espèces larvipares ou ovilarvipares, quand on les extrait de l'utérus incubateur : des filaments spermiens pendent de l'ectomicropyle, tantôt par l'intermédiaire du conducteur, tantôt directement, d'où des aspects assez divers chez une même espèce.

Il n'est pas rare que les filaments forment suivant l'axe du conducteur un écheveau crépu, paraissant noyé dans une substance gélatinoïde, FIG. **22**, *sp (Vibrissina)*. La même chose a été vue par LEUCKART (55) chez les pupipares. La définition optique des détails, dans ces images, peut être très correcte, grâce aux conditions favorables de transparence et de réfrangibilité relative de la substance du conducteur. Or, parmi les œufs dont le conducteur est ainsi envahi, il y en a d'autres chez lesquels il ne laisse voir axialement qu'une sorte de sillage irrégulier : est-ce un canal de formation primitive, dont l'existence confirmerait alors l'interprétation assez douteuse des apparences signalées d'après les coupes; est-ce simplement un tunnel pratiqué par des spermies qui ont pénétré plus avant? Dans cette dernière hypothèse il faudrait admettre que les digestions locales grâce auxquelles se fait la progression ne permettent pas, au moins toujours, l'homogénéisation ultérieure de la masse traversée.

Souvent les spermies forment un amas plus ou moins riche, d'aspect désordonné, faisant directement saillie de l'orifice du micropyle, sans qu'on puisse reconnaître de conducteur, FIG. **17**, **19**, **23**, **25**, soit que la disparition de cet appendice doive être imputée à un accident mécanique, soit qu'il se soit résorbé sur place.

Un cas limite est celui où l'amas est réduit à un filament, FIG. **21**.

b. Discussion de ces données; polyspermie.

Les images sont de nature à évoquer l'idée d'un phénomène essentiellement fugitif qui serait pris sur le fait : volontiers, quand on les rencontre pour la première fois, on se féliciterait d'arriver au bon moment. En réalité on n'a devant soi qu'un état figé, se présentant identiquement le même depuis le passage de l'œuf sous le débouché des conduits spermathécaux jusqu'à l'époque où la larve, déjà bien visible sous la coque, est près de sortir *(Fausta radicum)*. Les queues spermiennes dont il s'agit — les têtes échappent à l'observation — n'ondulent pas en général, même dans l'eau

salée, qui n'arrête pas les mouvements des spermies libres. On les observe toutefois avec la même correction de forme et la même homogénéité de structure sur des œufs pris dans la région proximale de l'utérus incubateur, sous l'appareil spermathécal, et sur ceux de la région distale. On les voit même sur des œufs extraits de mouches mortes et après traitement des organes par des réactifs peu délicats.

Ces circonstances montrent que les amas ne sont pas nécessairement formés de spermies en voie de pénétration. Il s'agit de flagelles caudaux appartenant, suivant les cas, à des spermies dont la condition actuelle peut être très diverse.

Il se peut tout d'abord, si l'observation est faite très peu de temps après le passage de l'œuf sous les spermathèques, que la tête et le tronçon proximal du filament caudal soient déjà parvenus dans l'œuf, mais demeurent toutefois en continuité avec le segment distal extérieur. Ce fut le cas, semble-t-il, dans l'observation de MEISSNER. Si l'on provoque dans de telles conditions la plasmolyse de l'œuf, la partie déjà immergée dans l'ovoplasme pourra être entraînée dans le retrait général, tandis que le segment distal sera plus ou moins rectifié et tendu, comme l'indique la FIG. 19 [1].

---

[1] Cette figure est la reproduction d'un simple croquis fait au moment de l'observation, où l'on a cherché à relever aussi exactement que possible les points essentiels, mais qui rend mal l'impression de profondeur donnée par la manœuvre de la vis micrométrique. Le filament spermien était nettement caractérisé comme tel. La tête disparaissait dans les parties profondes de l'ovoplasme, tandis que la queue, après avoir rampé quelque temps sous la membrane vitelline, devenait libre dans le liquide plasmolysant où, après un trajet rectiligne, indice manifeste de la traction subie, elle décrivait une boucle et allait finalement se perdre dans le paquet micropylaire.

Cette image est, pour les traits essentiels, celle qu'on doit rencontrer, au moins quelquefois, à la seule condition que l'œuf soit examiné au moment convenable, s'il est vrai que les spermies pénètrent *en nature*. Ce dernier point, auquel il faudrait aujourd'hui s'excuser de s'arrêter, était nié par LEYDIG, qui pourtant connaissait fort bien les amoncellements micropylaires sur lesquels nous raisonnons ici, puisqu'il en a dessiné un bel exemple d'après l'œuf de *Tachina (Echinomyia) fera* (67, fig. 15, *b*; on peut noter en passant que cette figure se rapporte à un stade avancé du développement embryonnaire, ainsi qu'on doit le déduire de l'état pneumatisé de l'appareil respiratoire). Le célèbre histologiste croyait que les spermies parviennent tout au plus contre la membrane vitelline et tirait un argument en faveur de son opinion du fait que jamais il n'avait vu ces éléments être entraînés par la masse de l'ovoplasme, dans les cas de rétraction (op. cit., p. 33) Évidemment les recherches de LEYDIG dans cette direction n'avaient pas été suffisamment poursuivies; d'ailleurs un résultat négatif n'aurait pu prévaloir, même à son époque, contre les faits contraires observés et décrits avec toute la précision désirable par MEISSNER.

Il n'est pas hors de propos de rappeler que les idées professées par LEYDIG, au sujet de l'imprégnation de l'œuf, ne s'écartaient pas de l'objectivité seulement quand il s'agissait de fixer le sort des spermies parvenues contre la membrane vitelline, elles s'en éloignaient encore dans la définition de la voie qui devait les conduire là. A ses yeux, les larges orifices micropylaires qu'il appelait

Il se peut en second lieu qu'une mutilation soit intervenue, que le flagellum terminal ait été abandonné au micropyle, tandis que la partie antérieure de l'élément pénétrait dans l'œuf et s'y transformait. HENKING (92) a pu constater que chez une fourmi, *Lasius niger*, il survient effectivement une amputation de ce genre.

Il se peut enfin que les filaments observés appartiennent à des spermies dont aucune partie n'a franchi l'appareil micropylaire, ou dont la tête s'est arrêtée dans la zone superficielle de l'ovoplasme, éléments échoués qui finiront par dégénérer sur place, mais qui peuvent se maintenir longtemps dans un état d'intégrité apparente; tout porte à croire en effet que, dans ces espèces comme chez d'autres, le flagellum caudal de la spermie est doué, vis-à-vis des agents d'altération, d'une force de résistance qui contraste avec la grande vulnérabilité de la tête et plus encore avec celle de la spermatide (J. PANTEL et R. DE SINÉTY, 06, p. 92).

L'existence de spermies échouées doit être tenue pour un fait établi par l'observation, si l'on compare la richesse souvent considérable des amas de filaments présents au micropyle avec le nombre toujours réduit des pénétrations effectives. L'exploration méthodique de l'ovoplasme n'a pas été faite, pour les espèces ici étudiées, mais il n'y a aucune raison de supposer qu'elle dût fournir des résultats bien différents de ceux trouvés par HENKING (92) pour d'autres; or, cet observateur, à qui l'on doit les données les plus précises que l'on possède sur la polyspermie accidentelle des Hexapodes, n'a trouvé en général, dans les parties profondes de l'ovocyte, que trois noyaux mâles identifiables; la plupart des spermies surnuméraires dégénèrent dans la zone superficielle de l'ovoplasme, si tant est qu'elles soient parvenues à franchir le micropyle (op. cit., p. 189).

---

micropyles simples étaient peut-être avant tout des portes d'introduction de matériaux nutritifs destinés à l'embryon, ainsi qu'il a été constaté par LEUCKART chez les Pupipares; ils ne servaient que douteusement aux spermies pour arriver contre la membrane vitelline. Sans entreprendre la discussion directe d'un point qui n'aurait plus d'intérêt aujourd'hui, si les erreurs mêmes d'un observateur aussi avisé que LEYDIG pouvaient ne pas dissimuler une part de vérité toujours bonne à dégager, notons seulement deux choses :

1° Aucune des espèces étudiées dans le présent travail ne permettrait d'appuyer l'hypothèse d'une introduction de matériel alimentaire par l'ectomicropyle;

2° S'il s'agit de l'entomicropyle, il est très vrai que chez certaines espèces, telle *Apis*, il n'est jamais aussi libre ni aussi large qu'à l'époque de la résorption rapide des nourricières; il serait difficile d'imaginer que dans ces conditions il ne serve pas au passage des matériaux en voie de descente; d'ailleurs, ce n'est là que la continuation du rôle joué auparavant par l'isthme ovoplasmique dont l'orifice actuel paraît occuper la place.

Est-il possible de rapporter à des déterminants assignables l'arrêt survenu à un moment donné dans la progression de certaines spermies? A défaut d'une réponse catégorique à cette importante question de biologie, voici quelques remarques tendant à la délimiter en la précisant.

Une solution peut être cherchée du côté de la spermie comme telle. L'étude de l'appareil micropylaire envisagé dans son ensemble laisse cette impression générale que l'accès aux régions profondes de l'ovoplasme est loin d'être libre. Pour arriver au voisinage de la vésicule germinative, une spermie doit effectuer un véritable travail de mine à travers des milieux hétérogènes de résistance variable, se rattachant suivant les cas au conducteur, à la zone interne du chorion, aux formations entomicropylaires et à l'œuf lui-même. Les difficultés à surmonter dépendent pour une part de la trajectoire suivie individuellement par chaque spermie. Et l'on conçoit sans peine que certains de ces éléments, moins vigoureux ou moins bien aiguillés que d'autres, aient épuisé leur réserve de forces avant d'avoir atteint le but. Mais si cette cause d'échec n'est pas totalement négligeable, elle ne saurait guère être acceptée que comme cause partielle et probablement très secondaire; l'inégalité qu'elle peut introduire dans le sort définitif des éléments parait disproportionnée à la constance relative des résultats d'observation.

Si l'on cherche du côté de l'œuf, l'existence de la polyspermie, que tout porte à croire au moins aussi fréquente ici que dans tout autre groupe, suffirait déjà à faire supposer, et l'observation directe confirme l'absence d'un dispositif morphologique approprié, apparaissant subitement, comme chez d'autres animaux, aussitôt entrée la spermie privilégiée, pour protéger l'œuf contre les spermies surnuméraires. Par contre, rien n'empêche de supposer qu'à la suite d'une modification déterminée par la présence de l'élément bon premier, déjà copulé avec le pronucléus femelle ou en préparation pour cet acte, l'attraction caryotactique exercée jusque là sur les têtes des autres spermies est venue à cesser, et que celles-ci se trouvent mises par là dans un état équivalent à l'inhibition.

Il faut rappeler ici que Rückert (99), amené à s'occuper du phénomène à propos des Sélaciens, chez lesquels la polyspermie est non seulement physiologique, comme chez les Hexapodes, mais encore normale [1],

---

[1] D'après l'ensemble des données recueillies, la polyspermie des Hexapodes serait physiologique, mais accidentelle. Dans un travail récent, Morril (10) admet toutefois que chez les Coréides elle est « undoubtedly normal ».

a cru pouvoir localiser dans la sphère spermienne le point de départ des attractions qui amènent les pronucléi à se copuler, et des répulsions qui tiennent à l'écart les spermies surnuméraires. Son hypothèse fondamentale est que le pronucléus mâle pourvu de sa sphère est positivement caryotactique pour le pronucléus femelle qui a perdu la sienne, et négativement caryotactique vis-à-vis des autres noyaux spermiens, les sphères *se repoussant mutuellement* (¹).

L'idée est séduisante par sa simplicité même et par l'aisance avec laquelle elle semble rendre compte des faits, directement du fait de la copulation des pronucléi et de la protection du noyau de segmentation contre l'immixtion des noyaux surnuméraires (²), indirectement du fait antécédent de la disparition de la sphère dans la cellule femelle. Elle ne va pas pourtant sans entraîner de sérieuses difficultés. Si on applique l'hypothèse à la sphère telle qu'elle existe dans la spermie mûre, mais non encore modifiée, on comprendra mal que des éléments porteurs d'organites répulsifs entre eux puissent s'accumuler côte à côte dans l'appareil micropylaire, plus mal encore qu'ils aient pu se grouper dans la gonade mâle, suivant une tendance très générale, en faisceaux parallèles où toutes les têtes sembleraient bien plutôt orientées sous l'influence d'attractions mutuelles (³). Si on la restreint, de manière à ne faire intervenir les actions sphériennes qu'au moment où, la spermie privilégiée étant transformée en pronucléus, sa sphère peut être considérée comme douée de tactismes nouveaux, on s'expliquerait bien la mise en arrêt des pronucléi surnuméraires, qui sont porteurs d'une sphère modifiée dans le même sens, mais non celle des spermies non modifiées, qui demeurent à la porte de l'œuf.

(¹) Dans une note postérieure, RÜCKERT (10) revient sur la polyspermie des Arthropodes et, rappelant les faits intéressants constatés par MONTGOMERY (07) chez une araignée [*Pheridium* (*sic*, pour *Theridium*)], il en prend occasion pour insister sur son idée : « Auch hier sprechen die Verhaltnisse für eine Abstossung der Spermakerne durch ihre Sphären » (op. cit., p. 172).

(²) C'est cette protection, compatible avec la présence éventuelle de noyaux mâles surnuméraires, qui constitue la polyspermie dite *physiologique*. Lorsqu'elle fléchit par suite d'une circonstance anormale, les noyaux surnuméraires interviennent avec le noyau de segmentation pour constituer une figure cinétique atypique, point de départ des autres anomalies qui caractérisent la polyspermie *pathologique*.

(³) Sans parler des *spermatosyzygies* et des *spermatozeugmes* (BALLOWITZ) si répandus dans les divers groupes d'Hexapodes, les manipules spermiens formés tardivement, chez les dermaptères, par la pénétration côte à côte des têtes dans un nucléole cystique (question à traiter ultérieurement), paraissent difficiles à concilier avec l'existence actuelle de répulsions intersphériennes.

Les amas spermiens présents au micropyle renseignent encore par voie indirecte sur le peu d'importance de la polyspermie chez les Hexapodes. Bien que le nombre de leurs unités constituantes ne suffise pas en soi pour définir celui des pénétrations effectives, il est très vraisemblable que celui-ci augmente avec celui-là, toutes choses égales d'ailleurs et jusqu'à concurrence d'une certaine limite. Or, la richesse des amas, dans un même utérus incubateur, varie considérablement d'un œuf à l'autre. Des apparences aussi variables, dans une circonstance qu'on ne saurait considérer que comme liée à la polyspermie, montrent que celle-ci est également variable et donc accessoire. Il n'y a aucune circonstance anatomique ou physiologique qui l'écarte nécessairement, comme il n'y en a aucune qui l'assure. Aussi les observateurs qui se sont attachés à suivre le sort définitif des spermies surnuméraires, dans les cas où elles parviennent à franchir le micropyle, ont-ils trouvé qu'elles disparaissent un peu plus tôt ou un peu plus tard, sans avoir influencé d'une manière sensible les processus du développement [Henking (92), Voeltzkow (89)].

Quelques circonstances de détail ont été signalées qui tendent à faire considérer la polyspermie en général comme physiologiquement utile. Korschelt et Heider (03) se demandent si les noyaux provenant des spermies surnuméraires ne faciliteraient pas l'utilisation du vitellus, en y déterminant un crevassement, comme cela parait être le cas chez les Sélaciens. Bonnevie (07) pense que ces noyaux introduisent dans l'œuf un quantum supplémentaire de chromatine somatique (appareil chromidien de R. Hertwig et R. Goldschmidt), lequel régulariserait le chimisme de la cellule en établissant, après les troubles résultant d'un développement exagéré du soma, les rapports naturels entre ce dernier et le noyau. Tout cela peut être vrai pour une espèce donnée (Bonnevie n'applique ses conclusions qu'aux Bryozoaires étudiés par elle); chez les Hexapodes la polyspermie demeure un phénomène exceptionnel, et son utilité, si elle est réelle, doit être peu marquée et susceptible de suppléance.

Chapitre IV.

Dispositifs respiratoires dans le chorion.

A. Considérations générales.

a. Chorion en tant que porteur du système respiratoire de l'embryon.

La coque de l'œuf étant pour l'embryon une barrière qui l'isole du monde extérieur, en même temps qu'un intermédiaire par lequel il demeure en rapport avec lui, et très particulièrement en rapport d'échanges respiratoires, il faut s'attendre à trouver dans sa structure une tendance à satisfaire, au moyen d'ingénieuses combinaisons structurales, deux exigences en soi opposées : une rigidité capable d'assurer la protection, une perméabilité suffisante pour garantir la communication avec le milieu.

La perméabilité aux liquides aérés, pour les cas où l'œuf baigne dans les humeurs de l'organisme maternel, sa perméabilité aux gaz en nature, pour ceux où il est exposé à l'air, doit être considérée comme un attribut banal du chorion, lié à sa structure fine. Les minuscules cavités dont cette enveloppe est creusée le plus ordinairement, les interstices réguliers ou irréguliers, fins ou grossiers qui règnent entre les travées de chorionine dont sa trame est constituée, en font une cloison poreuse à travers laquelle l'embryon peut échanger avec le milieu. Les échanges peuvent se faire par un point quelconque, comme ils se font par un point quelconque du tégument chez les organismes à fonction respiratoire diffuse, non différenciée. C'est, pour le chorion envisagé en tant que porteur du système respiratoire de l'embryon, la manière d'être la plus simple, celle réalisée dans beaucoup d'œufs à coque très fine, sensiblement homogène [1] ou relativement épaisse, mais lâchement structurée. On ne s'occupera pas spécialement de cette forme diffuse du système respiratoire.

Dès que les échanges sont menacés d'insuffisance, parce que la cloison

[1] S'il s'agit d'enveloppes strictement homogènes, la perméabilité doit toujours s'y maintenir, seulement il faut concevoir alors qu'il s'agit de perméabilité moléculaire au lieu de perméabilité particulaire ou massive. Ces deux sortes de perméabilité se combinent d'ailleurs et se succèdent dans la plupart des cas; presque toujours les espaces intrachoriaux sont séparés soit de l'extérieur, soit de l'embryon, par des pellicules de substance homogène.

devient trop épaisse ou prend une structure trop serrée, ou pour d'autres causes encore qui paraissent liées aux besoins spéciaux du développement embryonnaire (telle la mise hors fonction de toute une région choriale affectée à la fixation), la respiration se localise en prenant sur certains points une importance compensatrice plus grande : il apparaît de véritables organes respiratoires différenciés. C'est l'équivalent du passage de la respiration cutanée à la respiration par des organes propres.

Les organes propres représentent ici une portion limitée du chorion modifiée dans le sens d'une plus grande perméabilité. Ils sont très diversifiés dans leur forme comme dans leur situation.

b. Pneumatisation des dispositifs respiratoires dans les œufs à développement extra-utérin.

Quelle que soit leur forme particulière, les dispositifs respiratoires de l'œuf peuvent être ramenés à un système creux, comparable au système trachéen d'une larve développée en milieu liquide. De part et d'autre il s'agit d'un ensemble de cavités occupées tout d'abord par le liquide aéré dans lequel elles se sont différenciées, ou qui s'y est introduit au moment de leur formation, et qui sont envahies à un moment donné par l'air gazeux. Durant la première phase elles ne sauraient servir qu'aux échanges de gaz dissous, c'est-à-dire à la respiration aquatique, durant la seconde elles servent aux échanges de gaz en nature.

Cette substitution des liquides intracavitaires par des gaz, substitution que l'on peut pour plus de rapidité désigner sous le nom de pneumatisation de l'appareil respiratoire, ne marque pas proprement le passage de l'état non fonctionnel à l'état fonctionnel, la respiration n'ayant jamais été suspendue, mais un changement dans l'allure de cette grande fonction, un accroissement d'activité déterminé par les conditions actuelles du chimisme nutritif de l'embryon ou de la larve ([1]).

Lorsque l'œuf est expulsé aussitôt après son passage sous les spermathèques, la pneumatisation du chorion peut se ramener en très gros, et en ne tenant compte que du phénomène initial, à un départ d'eau par évapo-

([1]) Assez communément l'idée de respiration est restreinte aux échanges de gaz en nature, et dans ce cas pneumatisation devient synonyme de passage à l'état fonctionnel; c'est dans ce sens moins rigoureux qu'il faut entendre quelques expressions employées dans le mémoire précédent.

ration ménagée. Les petites cavités intrachoriales, aussi bien celles qui sont disposées en organe nettement différencié que celles du fond banal, s'ouvrent directement dans l'air extérieur, ou ne sont obturées que par une pellicule homogène moléculairement perméable. Dans l'un et l'autre cas un départ d'eau et une introduction correspondante d'air gazeux paraissent inévitables. L'introduction de l'air devient manifeste à l'œil dans certains œufs, grâce à un changement d'éclat qui survient presque instantanément (observations faites sur les œufs d'un *Ephippigera* amené à pondre dans l'air).

c. Pneumatisation dans les œufs à développement intra-utérin.

Chez les espèces larvipares ou ovilarvipares, les œufs séjournant dans l'utérus incubateur, le développement embryonnaire s'effectue au sein d'un liquide probablement très complexe [1], en tout cas bien aéré, ainsi qu'on peut le conclure de l'extrême abondance de trachées qui se distribuent aux parois de l'organe maternel. Tant que l'embryon consomme peu d'oxygène, il se comporte à la manière d'une cellule profonde ou d'un organisme non desservi directement par des organes distributeurs d'air en nature : sa respiration conserve le type aquatique. Longtemps avant l'éclosion, quand les échanges deviennent plus actifs, un changement de teinte immédiatement perceptible à l'œil, et dû à la pneumatisation de certaines parties du chorion, annonce la substitution de la respiration aérienne à la respiration aquatique.

α. *Mécanisme de cette substitution.* — Le phénomène est fort curieux en soi, mais difficile à analyser. Il est évidemment comparable à la première pénétration de l'air gazeux dans de jeunes trachées, et une même explication vaudrait pour les deux phénomènes.

Malheureusement, la pneumatisation des trachées est mal connue. Weismann (63) s'y est arrêté assez longuement à propos des Muscides, cherchant à l'expliquer principalement par l'imperméabilité de la cuticule trachéenne pour les liquides; accessoirement il fait intervenir une résorption

[1] L'œuf descend de l'ovaire le chorion imbibé du liquide enchylemmatique dont il s'est chargé pendant sa formation et trouve dans l'utérus un liquide complexe où ne peut manquer de prédominer le plasma hémolymphatique.

du liquide originel qui serait localisée à l'extrémité des trachées, et aussi une action mécanique adjuvante qui pourrait être due aux mouvements de la larve, mais il n'insiste pas sur cette dernière circonstance, laquelle, d'ailleurs, ne saurait être en cause quand il s'agit d'un embryon immobile. Son idée fondamentale est que, le volume total des lumina trachéens augmentant successivement, tant à cause de la formation de nouvelles trachées que par suite de l'élargissement des anciennes, cette augmentation doit déterminer une aspiration, tout d'abord et tant que la cuticule trachéenne demeure perméable, sur le liquide de la cavité générale, ensuite, quand la cuticule est devenue imperméable, sur l'air extérieur, ou même sur celui du liquide ambiant, si la larve est immergée.

Une telle manière de comprendre les choses soulève tout de suite deux difficultés graves.

1° C'est à tort que l'accroissement en longueur et en largeur de l'arbre trachéen est comparé à celui qui résulterait d'une extension de parois préexistantes; il se fait en réalité par une néoformation de parois cuticulaires en avant et autour des anciennes, qui enclosent un liquide déjà présent. S'agit-il de la formation d'une trachée nouvelle, les observations sur le vivant *(Thrixion)* montrent que son lumen commence à se dessiner sous la forme d'un filet liquide, dans l'axe du cordon cellulaire matriciel. S'agit-il de l'accroissement en largeur d'une trachée préexistante, il a lieu à l'époque d'une mue, par néoformation d'une trachée extérieure enveloppante, qui débute par l'apparition autour de l'ancienne d'une enveloppe liquide. Dans les deux cas le liquide dont il s'agit apparait comme une sorte de transsudat qui repousse forcément les cellules matricielles d'où il provient; ce n'est qu'ultérieurement qu'une couche cuticulaire s'organise en dehors. La formation sur place de cette cuticule ne saurait évidemment produire aucun changement dans les conditions hydrostatiques du contenu trachéen.

2° Admettrait-on un mode d'accroissement des trachées capable de produire une diminution de pression intérieure, et par suite une aspiration, on expliquerait bien par là un appel de liquide, mais non un appel d'air gazeux. Weismann a raison, sans doute, d'admettre que le liquide intratrachéen originel est résorbé, mais cette résorption prise en elle-même, sans en préciser les conditions, explique seulement qu'il y ait aspiration, nullement qu'il y ait aspiration d'air en nature.

Il semble qu'on serrerait de plus près la vérité en faisant intervenir, en même temps que la résorption du liquide originel, d'où doit résulter une

aspiration, le chimisme respiratoire qui tend à altérer la concentration des gaz dissous, et en supposant aux deux processus une vitesse convenable. Ce dernier facteur, auquel WEISMANN ne paraît pas s'être arrêté, semble nécessaire et suffisant pour modifier dans le sens indiqué par l'observation l'allure extérieure des phénomènes.

Raisonnons sur l'oxygène. Si la consommation de ce corps devient à un moment donné suffisamment active, la pression propre exercée sur l'oxygène dissous dans le liquide aspiré sera comme subitement annulée, le gaz se dégagera trop rapidement pour se diffuser de couche en couche par voie de dissolution et apparaîtra par suite à l'état gazeux. Et ainsi la pneumatisation, qui est appelée à satisfaire aux exigences d'une respiration plus active, aurait pour point de départ une plus grande dépense, par les cellules, d'oxygène dissous.

Des considérations analogues sont applicables à CO^2, en remarquant qu'il s'agit alors de gaz dégagé par les cellules respirantes, non de gaz absorbé.

Une première atmosphère intérieure ainsi formée, on peut concevoir qu'elle s'accroisse par la continuation des mêmes processus jusqu'à la pneumatisation complète du système respiratoire. Cette pneumatisation est d'ailleurs successive et proportionnée aux besoins de l'embryon, comme on peut s'en rendre compte sur des œufs tels que ceux d'*Echinomyia*, où elle est rendue visible par un changement très net de la teinte générale.

Inutile d'ajouter que ces remarques peuvent bien arrêter l'attention sur une cause ou un groupe de causes en jeu dans le phénomène, mais non expliquer le phénomène pris au complet. Celui-ci se passe, il est vrai, dans des parties extérieures au corps de l'œuf ou de la larve et donc inertes, seulement il ne s'y accomplit que dépendamment de tout un fonctionnement interne inaccessible à l'analyse.

β. *Circonstances concomitantes.* — 1. Chez les espèces du groupe II (PANTEL, 10), dont les femelles pondent sur les aliments de l'hôte des œufs à développement embryonnaire déjà avancé, destinés à être avalés pour ensuite éclore dans l'intestin, la pneumatisation intra-utérine s'accompagne d'un changement de teinte fort remarquable.

Dans un premier sous-groupe, qui, dans le matériel exploré, comprend le plus grand nombre des espèces, l'œuf devient successivement brun et noir en dessus et sur les côtés, tandis que la face ventrale, par laquelle

il doit être collé, demeure blanche. En l'écrasant dans une goutte d'eau, sous le couvre-objet, on peut constater que les parties sombres de la coquille contiennent de l'air gazeux.

On se trouve ici en présence d'un phénomène immédiatement comparable au brunissement que subissent, dans quelques cas bien connus, les formations chitineuses, notamment à celui d'un puparium de mouche ou d'une cuticule pathologique. Or, tout porte à croire que là il s'agit d'un phénomène d'oxydation pouvant s'accomplir à la rigueur aux dépens d'oxygène dissous, mais ne prenant son allure régulière que dans l'oxygène gazeux; il est très naturel de supposer que le virage au sombre, dans le cas d'une coquille devenue aérifère, est un phénomène parallèle, et dès lors ce virage devient une élégante démonstration chimique de la pneumatisation [1]. L'hypothèse est confirmée par le fait que lorsque l'œuf vieillit sans se pneumatiser il ne brunit pas : les œufs à germe mort, présents quelquefois en grand nombre dans le contenu de l'utérus incubateur, demeurent blancs.

Il n'est pas inutile de remarquer en passant que ces faits apportent un argument de plus en faveur de la parenté entre la chorionine et la chitine, entre les cellules choriogènes de l'appareil femelle et les cellules chitinogènes tégumentaires.

Dans tout le sous-groupe ayant pour type *Frontina læta*, l'œuf ne brunit pas, après la pneumatisation, mais il prend une belle teinte gris ardoisé. Phénomène évidemment à expliquer d'une manière semblable, en supposant un chromogène légèrement différent, et permettant de soupçonner par analogie que, dans le cas des productions chitineuses proprement dites, des teintes autres que le brun ou le noir pourront être dues à des processus d'oxydation.

2. Chez les espèces larvipares ou ovilarvipares à chorion très mince et flexible (groupes IV et V principalement), l'œuf pneumatisé montre des plages diversement teintées : noires, brunes, bleues..., mais cette coloration n'a rien de commun avec celle du groupe II. La chorionine, ici, demeure elle-même incolore, c'est la mince couche d'air emprisonnée entre les deux limitantes du chorion qui donne lieu à des phénomènes de diffraction, va-

---

[1] On sait que MIRANDE (05) a trouvé dans les cuticules un corps réducteur dont la présence est certainement liée aux phénomènes d'oxydation qui accompagnent le brunissement. Il est extrêmement probable qu'il existe de même dans le chorion un chromogène, qui s'oxyderait sous l'influence d'une oxydase élaborée en même temps que la chorionine par l'épithélium choriogène.

riables avec les conditions d'épaisseur et d'éclairage. Il suffit d'éliminer cette couche gazeuse en plongeant le chorion dans l'alcool pour voir reparaître partout la teinte blanchâtre ou jaunâtre des œufs jeunes. Au lieu de se manifester chimiquement, la pneumatisation se révèle ici par de simples phénomènes physiques.

Malgré cette simplification, une circonstance particulière donne de l'intérêt au phénomène. Tandis que, dans les espèces du groupe II, c'est toute la région appelée à être exposée à l'air, après la ponte, qui devient sombre, dans celles dont il s'agit ici la pneumatisation découpe dans le fond général des plages de forme et de situation à peu près constantes pour une même espèce, très variables d'une espèce à l'autre, qui auront la signification d'un appareil respiratoire adapté aux échanges de gaz en nature; on peut, en conservant un terme employé par Leuckart (55) à propos des hémiptères, désigner ces parties par le nom d'*appareil pneumatique* [1].

Circonstance digne de remarque, l'œuf examiné jeune, au moment de sa chute dans l'utérus, peut ne présenter sur tout son pourtour qu'une structure uniforme, la structure des coques minces décrite au chapitre I; comment comprendre alors que l'air envahisse certaines parties à l'exclusion des autres, de façon à faire apparaître un appareil pneumatique dont les limites ne seraient pas assignables anatomiquement? C'est ici le cas d'insister sur le rapprochement entre l'ensemble des petites cavités intrachoriales et l'arbre trachéen. Dans celui-ci, le diamètre des canaux diminue à mesure qu'on s'éloigne de l'origine et la pneumatisation s'arrête, du moins chez la larve et tant que la respiration n'est pas très active, dès que le calibre atteint une certaine limite inférieure. Les choses doivent se passer de même dans le chorion, pour peu que les cavités intrachoriales ne présentent pas partout les mêmes dimensions, ou que les soustractions d'oxygène par l'embryon n'aient pas partout la même importance.

Il suffira donc que le chorion, sans présenter de région à région des différences dans le type de structure, en offre même de très légères dans la grandeur des détails structuraux pour que la pneumatisation n'y soit pas uniforme. Or, il semble bien que de telles différences existent, même dans les cas où une première observation inclinerait à les mettre en doute. La fig. **42**, relative à *Cyrtophlebia ruricola*, en montre d'assez sensibles, qui

[1] C'est par erreur que dans le mémoire précédent (Pantel, 10) l'introduction de ce terme est attribuée à Leydig.

correspondent à ces conditions. On y voit à gauche et en bas comment se présentent les petits espaces intrachoriaux lorsqu'ils sont pneumatisés, à droite en haut l'aspect des espaces correspondants pleins de liquide. La différence est imputable pour une bonne part aux effets optiques de contraste et d'irradiation, mais elle paraît bien tenir pour une autre part aux dimensions.

Et même quand l'inégalité de détails structuraux ferait défaut, une pneumatisation localisée pourrait encore être conditionnée par les échanges respiratoires de l'embryon. Il n'y a qu'à se rappeler l'inégale densité des éléments anatomiques dans les diverses régions de l'embryon, aux diverses étapes de l'ontogenèse, pour entrevoir que les échanges ne sauraient avoir partout la même allure.

B. Cryptes respiratoires.

Après ces considérations, valables pour tous les dispositifs respiratoires du chorion en général, il reste à examiner plus directement les principaux types que ces dispositifs affectent chez les Entomobies.

Dans les œufs qui sont collés par la mouche sur le corps de l'hôte, la perméabilité générale du chorion a subi une forte diminution, tenant à une double cause : à la mise hors service, du point de vue des échanges respiratoires, de toute la région ventrale par laquelle l'œuf adhère au substratum, et à l'épaississement commandé par la nécessité d'une protection qui doit être maintenue durant toute la durée du développement embryogénique. Une compensation se trouve réalisée dans la différenciation de *cryptes*, les organes respiratoires les mieux caractérisés que l'on rencontre dans le groupe.

Nous entendrons par cryptes des cavités relativement spacieuses, de forme ellipsoïdale, creusées dans l'épaisseur du chorion, où leur présence détermine d'ordinaire une voussure locale. Superficiellement, elles sont le plus souvent fermées par une pellicule dont la structure est plus lâche et d'un autre type que celle du fond général.

Elles sont toujours dorsales.

Il peut n'en exister qu'une, même dans un chorion très épais, et alors elle est remarquablement grande (*Gymnosoma*). Le plus souvent on en

compte un nombre assez élevé et variable, même pour la même espèce, 4-60 ou plus, formant un groupe unique ou deux groupes distincts.

a. Quelques types.

α. *Gymnosoma rotundatum*. — La crypte unique est située presque immédiatement en arrière du micropyle.

De face et en vue superficielle, elle se présente comme une grande rosace modérément marquée, FIG. 35, dont le plus grand diamètre, dirigé transversalement et un peu obliquement, mesure 105 μ environ, le diamètre longitudinal ne dépassant pas beaucoup 60 μ. Elle se détache sur un fond uniformément et finement pointillé, qui ne montre qu'un peu plus loin (au-delà des limites du fragment de coquille reproduit) un beau carrelage hexagonal. Le diamètre transversal de la rosace équivaut à peu près à six champs hexagonaux et son diamètre longitudinal à quatre.

Le milieu de la rosace est occupé par un champ très vaste, large de 50 μ, long de 18, de contour assez variable, vaguement ovalaire, et orienté comme l'ensemble; sa surface, qui correspond à un plan un peu inférieur, par rapport à celui des bords, est subdivisée en champs secondaires souvent peu distincts, diversement pointillés (le dessin correspond à une mise au point superficielle, pour laquelle les petites crêtes qui délimitent les aréoles se détachent le mieux, le pointillé disparaissant un peu). La transparence de ce champ médian est notablement plus grande que celle de la zone périphérique et celle-ci diminue graduellement de l'intérieur vers l'extérieur.

Les champs de cette zone périphérique sont sensiblement de même grandeur que les hexagones du carrelage banal, mais irréguliers et souvent incomplètement circonscrits. Leur intérieur ne présente fréquemment que le fin pointillé des coquilles minces; d'autres fois on y voit de gros points, irrégulièrement ou uniformément disséminés.

Les coupes perpendiculaires montrent que le chorion est notablement épaissi, dans la région de la crypte, et qu'il existe sous la rosace une grande cavité ellipsoïdale aplatie de haut en bas, plus rapprochée de la face externe que de la face interne. Sa région moyenne surtout est située très superficiellement; elle n'est recouverte que d'une pellicule mince correspondant au champ central de la rosace. Le plafond est sensiblement lisse, le plancher tend à s'effilocher en éléments à direction générale dressée ou un peu arquée

en dedans; les préparations obtenues sont insuffisantes pour renseigner d'une façon précise sur les détails de cet effilochage, qui paraît d'ailleurs assez variable; elles ne laissent pas de doute en tout cas sur l'existence d'une structure particulièrement lâche à cet endroit.

Les coupes des chambres ovocytaires fournissent quelques renseignements sur le mode de formation.

A un stade où le chorion est très près d'atteindre son épaisseur définitive, la crypte s'y présente comme on a cherché à le rendre dans la FIG. 6, *cr*. C'est une excavation à lèvres minces dans laquelle pénètrent plusieurs cellules choriogènes. L'écartement actuel des lèvres correspond à la longueur du champ central de la rosace définitive. Malgré une forte rétraction générale, dont l'influence se manifeste notamment par la déformation de la cavité de l'œuf, on peut tirer de ces sortes d'images deux conclusions principales :

1° La crypte, chez *Gymnosoma*, est l'œuvre en commun de tout un groupe de cellules choriogènes. Résultat d'accord avec les indications fournies par la rosace superficielle; il est clair, en effet, que le carrelage, ici comme dans les rosaces micropylaires, est un témoin permanent du contour latéral qu'avaient les cellules épithéliales, à l'époque où elles élaboraient les dernières assises du chorion. Ces cellules, au nombre d'une trentaine (évaluation assez grossière), étaient sensiblement de même grandeur que les cellules choriogènes banales, mais l'irrégularité de leurs contours fait entrevoir qu'elles ont dû subir des modifications internes importantes.

2° La crypte proprement dite se forme en deux temps. La grande cavité intérieure débute, après qu'il s'est constitué une couche choriale d'assez grande épaisseur, à la manière d'une sorte de golfe dû à ce qu'un groupe de cellules chorionise moins activement que les cellules environnantes. Plus tard, à un stade qui correspond à peu près à celui de la FIG. 6, les cellules centrales semblent se retirer en dehors, ne laissant au-dessous d'elles qu'un liquide de remplissage, pour s'établir au même niveau que celles de l'enveloppe générale; à partir de là se forme, entre les bords minces des lèvres qui surplombent la cavité, une mince pellicule ouvragée qui représente le champ central de la rosace.

C'est cette mince cloison qui obture, en la protégeant, la cavité de la crypte, tout en la mettant en rapport avec l'air extérieur : en rapport direct peut-être, si elle porte des pertuis ouverts, ou du moins en rapport équivalemment direct, grâce à la perméabilité moléculaire que doit

posséder une pellicule extrêmement délicate, si les petites aréoles secondaires sont tympanisées; les préparations obtenues ne renseignent pas à ce sujet.

β. *Winthemyia 4-pustulata*, FIG. 26, 27. — Il s'agit ici de cryptes nombreuses, principalement remarquables par la variabilité de leurs caractères de détail et par le fait qu'elles sont, chacune, l'œuvre individuelle d'une cellule choriogène.

Elles siègent principalement en avant, où elles sont distribuées en une file transversale discontinue, n'ayant rien de symétrique, au nombre de 7 à 18. On peut en trouver un petit nombre d'autres, jusqu'à 5, soit réunies en groupe près du pôle postérieur, soit disséminées çà et là sur la face dorsale.

Tantôt ces cryptes sont très visibles et à détails sculpturaux vigoureux, tantôt elles se distinguent à peine, surtout celles de la région dorsale, et font l'impression d'organes inachevés.

Lorsqu'elles sont bien développées, elles apparaissent de face comme un champ polygonal et isodiamétral à sculpture forte, intercalé entre les champs plus ou moins allongés et finement pointillés du carrelage de fond. Elles peuvent d'autre part être isolées (FIG. 26, à droite) ou directement juxtaposées, les limites communes étant alors distinctes ou indistinctes (même fig., à gauche).

Le diamètre moyen est de 14-18 μ.

L'image structurale est celle que pourrait donner un semis de gros points irréguliers ou une dentelle à mailles variées. Pour une mise au point superficielle, la région centrale paraît quelquefois vide (les cinq cryptes de la FIG. 26), d'autres fois grillagée (les deux de la FIG. 27). En abaissant l'objectif on fait apparaître une image pointillée qui ne diffère pas beaucoup, à la vigueur près, de celle du fond général. En tout cas on remarque fréquemment une ou deux grandes perforations à contour irrégulier, très semblables à des pertuis micropylaires, qui donnent directement accès à la cavité sous-jacente; leur existence est confirmée par les coupes perpendiculaires.

La cavité reproduit, aux dimensions près, les caractères de celle de *Gymnosoma*.

γ. *Meigenia floralis*, FIG. 28-30. — Les organes respiratoires forment dans la région dorsale postérieure un essaim assez dense, de 27-40 unités,

se présentant de face comme de petites fenêtres claires, arrondies, vigoureusement grillagées, d'un diamètre moyen de 8-13 μ.

Les rapports avec les champs polygonaux du fond général sont tout autres que chez *Winthemyia* : au lieu de s'intercaler entre eux comme des pièces d'un même carrelage et en les écartant plutôt qu'en les déformant, les cryptes ici sont comme découpées à leurs dépens; toutefois il ne s'en est montré que sur les lignes de séparation de deux champs voisins, ou au point de concours de ces lignes.

La sculpture consiste en un réseau de fortes nervures circonscrivant des mailles irrégulières et en apparence vides, véritable crépine qui protégerait la cavité sous-jacente tout en la laissant en rapport avec l'extérieur.

Les coupes perpendiculaires apprennent que cette cavité est un ellipsoïde peu aplati, affleurant presque la surface externe du chorion et y déterminant une saillie assez prononcée. Le fond en est occupé par une touffe de gros filaments tortueux et irréguliers, lâchement dressés les uns contre les autres et constituant un ensemble très perméable de haut en bas. Il existe parfois, contre la mince grille qui ferme la cavité en dehors, un amas spongieux d'excroissances choriales.

Les FIG. **29** et **30** montrent deux stades successifs du développement. Une première indication qui s'en dégage, c'est que ce développement se fait en deux temps, comme dans le cas déjà analysé chez *Gymnosoma* : tout d'abord production de la cavité par arrêt temporaire ou ralentissement du travail choriogène, au-dessous d'une région cytoplasmique déterminée, puis retrait de la masse cytoplasmique et réapparition de l'activité choriogène, cette dernière période correspondant à l'élaboration de la crépine.

On remarquera de plus qu'il n'y a pas de correspondance nécessaire entre une crypte et un noyau épithélial. A prendre ce renseignement rigoureusement et un peu matériellement, il faudrait en conclure que, chez *Meigenia*, une crypte n'est pas, comme chez *Winthemyia*, l'œuvre exclusive d'une cellule, mais l'œuvre en commun de plusieurs cellules qui contribueraient en même temps à former le chorion ordinaire. Pourtant, le cas de *Winthemyia* devant être considéré comme nettement établi, et les cryptes de *Meigenia* reproduisant presque exactement, pour les dimensions et la structure générale, celles de cette espèce, il faudrait des raisons très contraignantes pour leur attribuer une genèse différente. D'ailleurs, le défaut de correspondance entre la crypte et le noyau de sa cellule formatrice

peut bien tenir à ce que les cloisons cellulaires latérales, qui ne se voient malheureusement pas dans les coupes étudiées, sont inclinées.

5. *Tricholyga major*, FIG. 31-33. — Les cryptes sont nombreuses et distribuées en un groupe antérieur en forme de croissant irrégulier, comprenant 10-30 unités ou plus, et un groupe postérieur massé sur la ligne médiane, ne comptant que 1-9 unités.

Leur aspect rappelle de très près celui des précédentes. Les mailles de la grille, visibles en mise au point superficielle comme de simples perforations irrégulières, laissent apercevoir, quand on abaisse l'objectif, des détails d'apparence variable qui peuvent donner parfois l'impression de véritables cribles, FIG. 31, mais susceptibles d'autres fois de s'interpréter comme de gros filaments vus par leur bout. Dans certains cas il existe une large fenêtre centrale, FIG. 32 (cryptes supérieure et inférieure), qui, en mise au point profonde, laisse apercevoir également la grosse végétation du plancher de la cavité.

La FIG. 33 montre suffisamment, sans qu'il soit nécessaire d'y insister, que les caractères de celle-ci sont typiquement les mêmes que chez *Meigenia*. Sur le dessin on n'a pas tenu compte des petites inégalités, ni des apparences de dentelle d'ailleurs très fuyantes et difficiles à rendre que présente la grille obturatrice.

Les rapports avec les éléments polygonaux du carrelage de fond s'éloignent, encore plus que chez *Meigenia*, de l'état de parfaite netteté et de simplicité observé chez *Winthemyia*. Les cryptes, toujours de contour arrondi, se juxtaposent en une rangée unique ou en rangées multiples, immédiatement ou avec interposition d'espaces plus ou moins considérables ayant la structure générale du fond. Les lignes polygonales elles-mêmes cessent d'être visibles au voisinage immédiat des cryptes et entre elles. Plus encore que dans le cas de *Meigenia*, on pourrait être porté à considérer ces organes respiratoires comme formés aux dépens de certaines régions d'un épithélium peut-être syncytial, plutôt qu'aux dépens de cellules individualisées. Mais ce n'est là encore qu'un cas obscur, susceptible d'être interprété au moyen des constatations faites sur *Winthemyia*. Les cryptes seraient bien l'œuvre individuelle de certaines cellules épithéliales, seulement celles-ci, pour conserver leur diamètre et pour arrondir leur contour latéral, auraient imprimé aux cellules banales environnantes des déformations considérables, qui en font de véritables voussoirs et leur permettent de les enchâsser.

La FIG. 34, relative à *Nemorilla*, montre en coupe deux cryptes voisines très superficielles, chez lesquelles la structure lâche du fond ne se prolonge pas jusqu'à la surface interne du chorion. Il convient de remarquer qu'il s'agit d'une espèce où la structure générale de cette enveloppe est assez lâche, surtout au voisinage des cryptes. Cette dernière circonstance est mieux rendue dans la FIG. 54 *(Ptychomyia)*.

b. Idée synthétique de la constitution et du développement.

D'après les descriptions qui précèdent, les cryptes respiratoires sont des formations qui se différencient dans le chorion dans deux conditions différentes : elles sont l'œuvre commune d'un groupe de cellules juxtaposées et associées harmoniquement, ou l'œuvre individuelle d'une cellule perdue au milieu des épithéliales banales. S'il est remarquable de voir un ilot cellulaire découpé dans un fond uniforme, où rien ne le distinguait en apparence, répondre à des déterminations internes parties peut-être de l'œuf, peut-être et plus probablement de l'organisme maternel, par une orientation très spéciale de son activité spécifique, il l'est plus encore de voir des modifications de ce genre se répéter pour plusieurs cellules disséminées çà et là, et n'occupant pas dans toutes les chambres ovocytaires des places exactement correspondantes.

Le mode d'action de ces cellules formatrices rappelle, pour le fond, celui des cellules formatrices des organes adhésifs et de l'appareil micropylaire; il se ramène à des modalités successives de l'activité fonctionnelle. Trois principales sont à distinguer :

1° Durant tout un temps, les cellules se comportent comme les épithéliales ordinaires; elles élaborent par leur face interne une couche choriale qui est seulement plus lâchement structurée que celle du fond général, les filaments de chorionine s'y montrant par suite plus distincts, sous la forme d'une végétation lichénoïde, qui formera le plancher de la crypte.

2° A un moment donné, ces cellules cessent de chorioniser, tandis que l'épaisseur de la coquille continue de s'accroître autour du petit espace ainsi réservé : c'est la formation de la cavité.

3° Au moment où la coquille est presque entièrement formée, ces mêmes cellules, qui pendant leur période de repos faisaient saillie du côté de l'œuf, se retirent de manière à remonter au niveau général de l'épithé-

lium choriogène et recommencent à chorioniser : c'est l'élaboration de la crépine obturatrice de la crypte, contemporaine de la dernière couche générale.

Les rapports des cellules formatrices avec les choriogènes banales, tels qu'on les déduit des rapports définitifs entre la crépine obturatrice et les champs polygonaux du fond général, donnent lieu à quelques remarques. Le contour latéral d'une cellule cryptogène est toujours plus petit que celui des choriogènes banales et isodiamétral. Il peut être polygonal ou arrondi. Dans le premier cas, la cellule s'intercale simplement entre les autres sans y déterminer de modifications appréciables. Dans le second, elle s'imprime profondément dans deux ou plus de deux éléments voisins qui se rejoignent autour d'elle, et alors la crypte définitive, au lieu de se présenter comme un élément du carrelage polygonal, ayant seulement des dimensions plus petites et portant un autre dessin que les champs ordinaires, apparait plutôt comme une pièce découpée dans les autres.

c. Cryptes rudimentaires et plages respiratoires.

Comme tant d'autres organes, une crypte respiratoire peut rester rudimentaire, et ce n'est pas là, sans doute, une des particularités les moins intéressantes à relever dans son étude. Il est assez fréquent de rencontrer çà et là, chez des espèces à chorion épais, de petites aréoles à contour plus ou moins vague, à structure mal définie, mais toujours plus lâche que celle des champs ordinaires, que l'on prendrait aisément au premier coup d'œil pour des accidents sans signification. En y regardant de plus près, on reconnait que ces accidents peuvent offrir tous les termes de passage entre un champ chorial ordinaire et une crypte bien caractérisée. Le travail de spécialisation morphogénique qui conduit à ce dernier organe est donc susceptible de s'arrêter à une simple ébauche.

Les cryptes rudimentaires peuvent exister à l'état de simple exception, chez les espèces ayant d'ailleurs des cryptes parfaitement développées, et comme règle chez d'autres qui n'en ont jamais de telles. Ce dernier cas est réalisé chez *Thrixion* où toutes les cryptes, demeurées rudimentaires, constituent par leur juxtaposition une plage choriale à structure lâche, qui ne peut être considérée que comme une forme d'appareil pneumatique apparenté aux cryptes; on peut le désigner sous le nom de *plage respiratoire*.

Les plages respiratoires ne s'observent pas seulement dans les œufs à chorion très épais du groupe I, où des organes compensateurs sont surtout nécessaires pour assurer la perméabilité, mais aussi dans ceux d'autres groupes, toutes les fois que la coque y prend une épaisseur compromettante pour le régime des échanges, ou que celui-ci est menacé par la mise hors service de la face ventrale, l'œuf devant être collé par cette face, durant la période qui précède de près l'éclosion. C'est ainsi qu'il en existe :

1° Dans le groupe II; de face, elles s'y présentent comme une région mal délimitée du chorion dorsal où, après la pneumatisation, les grosses ponctuations claires dont il a été question au chapitre I, se montrent plus grandes et plus serrées qu'ailleurs; sur les coupes, on reconnait qu'il y a là des cavités spacieuses, irrégulières, largement ouvertes, creusées dans un département épaissi du chorion, FIG. 36, *cr*.

2° Dans quelques espèces à chorion mince du groupe V, p. ex. chez *Blepharidea vulgaris;* elles correspondent aussi à une région épaissie du chorion dorsal et sont caractérisées par une structure générale lâche, comportant des communications avec l'extérieur plus largement établies. On peut supposer qu'il s'agit d'espèces ovilarvipares, et que l'œuf est destiné à être collé temporairement, quand l'éclosion est déjà imminente, mais à une époque où la larve respire activement.

C. Autres formes des dispositifs respiratoires.

Les cryptes et les plages respiratoires sont des parties du chorion suffisamment individualisées déjà par leur conformation, dont l'affectation fonctionnelle se signale d'ailleurs par une structure toujours assez différente de celle du fond général et bien visible. D'autres parties, où la structure ne se distingue pas de celle du fond banal, doivent néanmoins être tenues pour des régions choriales spécialement affectées aux échanges gazeux, et peuvent être individualisées grâce à leur pneumatisation au sein des organes maternels. On leur a appliqué plus haut l'appellation d'*appareils pneumatiques*, en restreignant quelque peu le sens du terme général introduit par LEUCKART.

Après ce qui a été dit plus haut du phénomène de la pneumatisation, il ne reste à ajouter ici que peu de choses sur la conformation générale de ces appareils, et sur les aspects principaux qu'ils peuvent offrir.

On les rencontre tout à fait généralement chez les espèces larvipares ou ovilarvipares autres que celles du groupe II.

Quelle qu'en soit l'apparence, ils représentent toujours une portion définie de la dentelle plus ou moins compliquée que forme le système des cavités intra-choriales, et peuvent se ramener à deux types : le réseau et la plage continue.

1. Du type réticulé il a été signalé plusieurs exemples et donné plusieurs figures peu amplifiées dans le mémoire I (FIG. **17**, **19**, **21**, **36**). La FIG. **41** du présent travail reproduit, d'après *Micropalpus pudicus*, un de ces réseaux vu à un grossissement moyen. C'est un polygonage de larges bandes pointillées qui, dans certaines espèces, s'étend à peu près sur toute la surface de l'œuf, et dans d'autres réserve des plages plus ou moins étendues. Les bandes sont tantôt d'une largeur uniforme, tantôt irrégulières. Il n'est pas rare qu'elles s'élargissent aux points de croisement ; alors les champs non pneumatisés qu'elles circonscrivent passent de la forme polygonale à la forme arrondie, modification surtout sensible à la partie postérieure de l'œuf, où le réseau finit par former un ensemble continu [1]. Au voisinage des plages réservées, les bandes sont brusquement interrompues, et les champs qu'elles commençaient à délimiter demeurent ouverts [2].

L'allure générale de ce polygonage de bandes rappelle de très près celle du polygonage de lignes qui est si visible sur un si grand nombre d'œufs d'insectes, et que l'on attribue à bon droit aux contours latéraux des cellules choriogènes; on doit se demander quels rapports peuvent exister entre les deux. La question ne pourrait être résolue d'après les espèces où le réseau pneumatique est seul visible; mais il en est, comme *Ocnesia sepulcralis*, *Miltogramma Germari*, où les deux sont simultanément distincts et

[1] Cette circonstance, indice d'échanges gazeux particulièrement actifs, est manifestement en rapport avec la présence des stigmates postérieurs de la jeune larve.

[2] Une observation attentive montre que la structure à apparence perliforme s'étend en longueur comme en largeur au-delà des bandes pneumatisées, celles-ci conservant d'ailleurs jusqu'à leurs limites la même régularité et la même densité de détails structuraux. Ces faits seraient difficiles à comprendre dans l'hypothèse où la masse d'air logée dans l'épaisseur du chorion y serait morcelée en sphérules indépendantes : de telles sphérules ne pouvant manquer de présenter entre elles de légères différences de grandeur, se pneumatiseraient à des époques différentes, et l'on verrait les plus grandes se remplir d'air çà et là parmi les plus petites encore aveuglées de liquide. Au contraire, dans l'hypothèse, moins conforme aux apparences directes, mais à laquelle on est conduit par l'ensemble des données, d'une communication latérale de toutes ces masses, la pneumatisation ne doit dépendre que de la hauteur générale du chorion, et le système doit être envahi par l'air comme un arbre trachéen, sans discontinuité, quoique progressivement.

superposés, les lignes fines du carrelage ordinaire courant suivant les milieux des bandes aérifères. Cela revient à dire que, dans la zone marginale des champs polygonaux, les cavités intra-choriales sont légèrement plus spacieuses que dans leur région centrale. C'est d'ailleurs une donnée qui s'accorde avec celles des coupes, où l'on voit parfois une alternance de parties plus épaisses à structure très distincte et de parties plus minces à structure indistincte, FIG. **58**, *c*.

2. Un deuxième type, presque aussi répandu que le précédent, se présente sous la forme de plages continues uniques ou multiples, régulières ou irrégulières, occupant une partie plus ou moins considérable de la surface de l'œuf. Chez un grand nombre de *Tachinidæ* il existe une plage unique, en forme de manchon complet ou interrompu par une bande longitudinale, laissant libres les deux extrémités de l'œuf (mémoire I, FIG. **33**, **39**). Chez beaucoup de *Sarcophagidæ* on trouve plus fréquemment une suite d'îlots irréguliers et ayant de la tendance à se fusionner. D'ailleurs la finesse du chorion est telle, dans ce groupe, que la petite quantité d'air logée dans son épaisseur ne suffit plus pour donner lieu aux apparences macroscopiques signalées plus haut.

D. Données de la littérature sur les dispositifs respiratoires du chorion.

Les résultats exposés dans ce chapitre concernent directement la respiration de l'œuf et de l'embryon chez les mouches à larves entomobies. La question ainsi restreinte a une littérature assez pauvre; il y a un véritable intérêt à en élargir le cadre en tenant compte des données relatives aux dispositifs respiratoires du chorion en général.

a. Données sur l'aptitude du chorion aux échanges respiratoires.

Avant tout il faut rappeler les vues émises par LEUCKART (55), dans son étude fondamentale des enveloppes de l'œuf. L'aptitude du chorion aux échanges de gaz avec l'atmosphère est justement relevée dans ce travail, où l'auteur parle de « Pneumaticität », de « pneumatischer Apparat » pour désigner respectivement l'état aérifère de certaines parties et l'ensemble

formé par les cavités aptes à se remplir d'air (hémiptères). Les échanges gazeux sont même présentés comme la raison d'être des principales particularités structurales du chorion.

On ne peut que reconnaître la justesse de ces idées et la confirmation qu'elles ont reçue des faits observés depuis; il faut dire pourtant que Leuckart semble n'avoir eu en vue que les échanges de gaz en nature. Avant d'être l'intermédiaire de ceux-là, le chorion l'est des gaz dissous, et c'est un problème à part de rechercher pourquoi et comment se fait le passage d'un processus à l'autre.

Des manières de parler analogues à celle de Leuckart reparaissent çà et là dans la littérature.

b. Données relatives à des organes respiratoires différenciés dans le chorion.

Un assez grand nombre de ces organes ont été décrits tout d'abord comme des accessoires choriaux sans signification définie; l'idée de leur rôle respiratoire s'est imposée ensuite quand on a rapproché leur structure des circonstances particulières où l'œuf se trouve placé, durant le temps qui sépare la ponte de l'éclosion. Les uns constituent des appendices ou des reliefs aisés à remarquer macroscopiquement, les autres sont de simples détails de structure fine.

1. *Organes appendiculaires.* — Les plus remarquables et les mieux connus sont les *rayons* de *Ranatra* et de *Nepa*, étudiés en détail par Korschelt (87*a*, 87*b*). Ces appendices comprennent une masse interne de substance spongieuse qui est en continuité avec un « Endochorion » de même structure, lequel est adossé intérieurement à un « Exochorion » à « Porenkanälen ». Le tout est envahi par l'air, ainsi que le prouvent les petites bulles qui s'en dégagent dans les préparations, et fonctionne comme « pneumatischer Raum » de l'œuf. Aussi bien, les œufs de *Ranatra*, que la mère pique dans des matières flottantes de consistance pulpeuse — tiges de plantes aquatiques en décomposition, — ne sont pas totalement enfoncés, l'extrémité des rayons est maintenue en rapport avec l'air.

Gross (00) a interprété les appendices caliciformes décrits par Leuckart chez divers hémiptères comme des appareils d'aération comparables aux rayons de *Nepa* et *Ranatra*.

2. *Gouttière dorsale et ailerons.* — Une forme d'organe chorial nettement différencié dans le sens de la fonction respiratoire et très répandu, chez les diptères, c'est la *gouttière dorsale*, seule ou complétée par les appendices auxquels RÉAUMUR a donné le nom d'*ailerons*.

La gouttière, nous avons eu l'occasion de le voir déjà à propos du micropyle, est une invagination longitudinale du chorion, susceptible d'affecter des allures assez diverses, suivant sa profondeur, sa largeur, la forme de ses lèvres, mais facile en général à identifier. Elle est simple chez les Muscides ovipares à larves créophages *(Calliphora, Lucilia)*. Chez d'autres types, l'œuf porte en avant des appendices de forme et de grandeur variées, que LEUCKART (55) rapproche des ailerons décrits par RÉAUMUR (1738) chez *Scatophaga*, toutes ces excroissances étant pour lui des prolongements des bords de la gouttière.

RÉAUMUR voyait dans les appendices de *Scatophaga* une sorte de garde empêchant l'œuf de plonger complètement dans les matières excrémentitielles sur lesquelles il est pondu : l'œuf « est arrêté par ses ailerons comme un clou de gérofle qu'on picque dans un citron l'est par sa tête » (op. cit., t. IV, p. 377). C'était admettre, un peu implicitement à la vérité, un rôle respiratoire, la submersion totale n'étant un danger pour l'œuf qu'autant qu'elle entraînerait l'asphyxie. Plus tard, en tout cas, l'idée de RÉAUMUR fut reprise et précisée dans ce sens par HAASE (1884, cité d'après KORSCHELT).

Peut-être dirait-on avec encore plus de vérité que le rôle de la gouttière et de ses prolongements est double : faire flotter l'œuf et le faire respirer, but mécanique et but physiologique atteints simultanément grâce à la présence d'une masse d'air, emprisonnée dans une formation choriale épaisse et très spongieuse. Et puisqu'il s'agit d'un organe auquel on a attribué des significations tout autres, il ne sera pas inutile d'insister un peu sur celle-ci en cherchant à voir objectivement comment elle répond aux faits [1].

Soit comme exemple l'œuf d'une Anthomyide indéterminée, FIG. **11**$_{t}$, assez semblable à celui d'*Anthomyia pallida*, décrit et figuré par LEUCKART (55, Tab. I, fig. 10). Il est très atténué en avant où la coquille se prolonge en un appendice déjeté du côté dorsal, creux à l'intérieur et terminé par

[1] Parmi les autres significations attribuées à la gouttière (v. plus haut, p. 81 et suiv.), celle de canal micropylaire doit être considérée comme définitivement écartée; celle de dispositif d'éclosion peut, au contraire, être maintenue, mais à titre secondaire.

des lobes rapprochés, *g*, dépendant de la gouttière. Le corps ovoplasmique, dont le contour est représenté en *A* et *B* par un trait pointillé, ne pénètre pas dans l'appendice. Les coupes transversales *B* et *C* indiquent l'allure de la gouttière, et montrent qu'elle va en diminuant d'arrière en avant. Ce qu'il importe surtout de remarquer, c'est que les lèvres en sont formées par un repli chorial où l'épaisseur totale est considérable, mais la structure très lâche, ce dernier caractère étant encore accentué par l'existence de cavités spacieuses assez comparables à des cryptes qui s'y trouvent en grand nombre; toute la formation est en continuité avec la zone interne de l'enveloppe générale, elle-même très lâchement structurée, *n*.

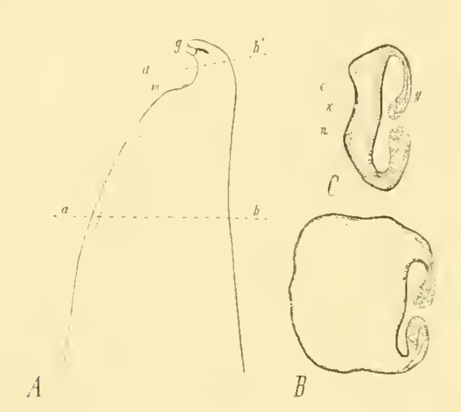


FIG. 11*t*. Œuf d'*Anthomyia* sp. : *A*, profil de la partie antérieure avec le contour du corps ovoplasmique en pointillé; — *B*, coupe transversale suivant *a b*, contour du corps ovoplasmique pointillé; — *C*, coupe suivant *a' b'*. Gr. faible.

c, cavité libre, constituant en avant de la masse ovoplasmique une vaste chambre pneumatique s'étendant dorsalement au-dessous de la gouttière; — *g*, repli chorial rabattu vers son symétrique pour former la gouttière et prolongé en avant en forme de bec; — *m*, micropyle; — *n*, zone interne spongieuse du chorion; — *x*, zone externe.

On entrevoit aisément que, durant les manœuvres de la ponte, la pneumatisation, si elle n'a pas eu lieu dans les organes maternels, pourra se produire en quelque sorte instantanément, grâce aux nombreux orifices existant sur les lèvres. Or, une fois la pneumatisation réalisée, la formation spongieuse devient comparable à une bourre d'ouate d'où l'air est, comme on sait, très difficilement expulsé par les liquides aqueux : elle constitue un flotteur de dimensions relativement considérables, grâce auquel l'œuf sera en état de surnager comme une barque sur une substance pâteuse ou même sur l'eau, et un flotteur qui devra demeurer en rapport avec l'extérieur par sa partie la plus chargée d'air, ici le bec *g*, et pourra ainsi assurer la régularité des échanges respiratoires.

Ces remarques sont encore partiellement applicables à la gouttière simple, tant qu'elle demeure reconnaissable. A ce premier degré de différenciation, qui est celui de *Calliphora erythrocephala*, elle ne fonctionnera pas toujours comme flotteur, mais toujours elle représentera une région choriale plus abondamment aérée, susceptible d'intervenir comme organe

respiratoire de suppléance au moment où la face ventrale, par laquelle l'œuf repose sur le substratum, est mise hors service.

3. *Accessoires du chorion réductibles à des cryptes respiratoires ou à des plages respiratoires.* — Leuckart (55) a décrit et figuré chez *Asilus crabriformis (sic*, pour *crabroniformis)* des canaux étroits traversant le chorion et s'ouvrant du côté extérieur au milieu d'une élevure discoïde, qu'il soupçonne de se remplir d'air. Ces accessoires, disséminés sans ordre çà et là, rappellent de très près par leur aspect les cryptes décrites ci-dessus chez les Muscides (v. op. cit., la fig. 21, Tab. I). L'auteur, il est vrai, pense qu'elles siègent à la face ventrale de l'œuf et s'ouvrent en dedans aussi bien qu'en dehors, deux circonstances qui feraient une difficulté pour l'identification; il faut pourtant noter que la position de la cavité cryptale dans l'épaisseur du chorion est assez variable en hauteur, et quant à la situation ventrale chez *Asilus*, il semble que Leuckart la suppose plutôt qu'il ne la prouve; ce point doit être réservé.

D'autres fossettes, signalées par le même auteur dans la région dorsale antérieure du chorion, chez *Scatophila*, *Drosophila*, répondent également à des cryptes, à en juger par les descriptions et les figures (op. cit., Tab. I, fig. 13).

Enfin, on peut considérer comme probablement réductibles au même type d'organe les canaux aérifères qui se montrent au voisinage du micropyle chez plusieurs lépidoptères (Henneguy, 04).

Aux *plages respiratoires* il faut rattacher : probablement, la région dorsale de *Borborus*, de laquelle Leuckart s'est effectivement demandé si elle ne constituait pas un « Luftraum »; peut-être les « Lufträume » signalés par Korschelt et confirmés par Gross (00) chez divers hémiptères; peut-être enfin l'anneau poreux périmicropylaire, signalé par ce dernier observateur (03) chez *Gryllus campestris*, à moins qu'il ne s'agisse là de cryptes plus nettement différenciées.

4. *Appareil pneumatique des Muscides larvipares.* — Mettons fin à cette revision en rappelant quelques données très précises de Leydig (67) directement afférentes au matériel étudié dans le présent travail. Le célèbre histologiste a rencontré chez *Tachina (Echin.) fera* et décrit l'appareil aérifère en réseau que nous avons vu être si répandu parmi les Muscides larvi-

pares; il en a donné une excellente figure (op. cit., Taf. III, fig. 15), sous le nom de « pneumatische Partie des Chorions ».

D'après le texte de Leydig, le chorion de l'œuf déjà mûr, mais encore contenu dans l'ovaire, montre un assemblage de points ou pores ordonnés en réseau, qui se remplissent d'air et deviennent pneumatiques aussitôt qu'il descend dans l'utérus : « Sobald das Ei in den Uterus gelangt ist, füllen sich dieselben mit Luft, werden pneumatisch, und heben sich jetzt durch dunkle Farbe bei durchgehenden und weisser bei auffallenden Lichte ab » (op. cit., p. 32).

Cette description traduit exactement la forme et la structure apparente. La structure réelle ne comporte pas de pores : nous avons vu que les images punctiformes répondent aux piliers choriaux se présentant en projection sur un fond d'air. Et quant à la pneumatisation, elle ne survient pas aussitôt que l'œuf est descendu, mais seulement beaucoup plus tard, lorsque le développement embryonnaire est déjà avancé et la respiration active. Dans un utérus gravide on observe toujours, pourvu que les ovarioles continuent à envoyer des œufs, c'est-à-dire pourvu que l'on ait ouvert une mouche prise en pleine période de ponte, un tronçon où la pneumatisation est nulle. Leydig n'ayant pas arrêté son attention sur cette circonstance, ne se trouvait pas dans les conditions voulues pour saisir la véritable signification de la pneumatisation. Il n'a pas songé d'ailleurs à l'interpréter.

DEUXIÈME SECTION.

Dégâts indirects du parasitisme.

Au chapitre III du mémoire précédent, on a examiné quelques modalités de l'action nocive directe du parasite sur l'organisme hospitalier : traumatismes tégumentaire ou trachéen dans le percement des trous d'entrée et des soupiraux, lésion et destruction partielle des organes parasités électivement. Sous le nom de *dégâts indirects* nous étudierons ici les effets du parasitisme qui ne dérivent pas ou qui ne dérivent que très secondairement d'une lésion organique.

Pour préciser la question, il convient de rappeler que le régime endoparasitique des larves de diptères est l'hémophagie simple (quelques cas), ou l'hémo-stéatophagie (le plus grand nombre des espèces). Très ordinairement il se complique d'une période finale de sarcophagie violente, durant laquelle l'hôte est rongé tout vivant, mais cette phase n'appartient plus au parasitisme proprement dit, les ravages du parasite étant simplement devenus ceux d'une espèce carnassière dévorant une proie. C'est l'hémo-stéatophagie qu'il convient d'avoir surtout en vue, puisque c'est le mode d'exploitation de l'hôte le plus habituel. Or, il est aisé d'y entrevoir la mise en jeu de plusieurs causes qui doivent altérer les conditions de vie de l'organisme hospitalier.

Il y a en premier lieu une destruction de cellules en nature, amibocytes errants ou stéatocytes réunis en lobes adipeux, qui constituerait à la rigueur une lésion directe. Disons tout de suite qu'à en juger d'après tout un ensemble d'observations, le nombre de ces éléments peut subir des oscillations très étendues dans l'organisme normal [1], et que par suite leur disparition partielle, dans les cas de parasitation, serait aisément tolérée en soi. D'ailleurs, le nombre des amibocytes prélevés parait être peu considérable :

[1] Pour ne parler que des cellules adipeuses, on est très frappé, lorsqu'on dissèque en nombre des chenilles normales d'une même colonie, p. ex. des *Vanessa* dont les lobes adipeux sont plus aisés à remarquer, en raison de leur coloration jaune, de trouver des individus qui sont littéralement encombrés de ces lobes et d'autres chez lesquels on a de la peine à les découvrir.

malgré des recherches assez attentives et souvent répétées, ce n'est guère que chez le *Thrixion* que des amibocytes de *Leptynia* ont pu être identifiés.

Un dommage autrement sérieux consiste dans la soustraction des réserves nutritives non figurées, charriées par le plasma hémolymphatique ou emmagasinées dans le corps adipeux : c'est à leurs dépens surtout que se développent et s'enrichissent pour l'avenir, au lieu des organes de l'hôte, les organes du parasite.

La soustraction d'oxygène, tant que le parasite n'est pas directement en rapport d'échanges respiratoires avec l'air extérieur, et le dégagement correspondant de CO^2, peut-être même l'abandon de résidus excrémentitiels ou de toxines, sont ou peuvent être une autre source de désordres [1].

Il faut ajouter enfin la compression mécanique des organes, dans beaucoup de cas où le corps du parasite tend à remplir seul la cavité générale. On constate aisément, à la dissection d'une forficule hébergeant une larve avancée de *Bigonichæta*, ou d'un *Leptynia* porteur de plusieurs *Thrixion*, que le tube digestif de l'hôte est complètement vide au voisinage des parasites; c'est dire que les matières alimentaires ne séjournent pas dans toute une partie de l'organe et, équivalemment, que ces parties sont mises hors fonction.

L'effet général résultant de ces diverses influences ne peut être en très gros qu'un affaiblissement de l'organisme, une diminution de vitalité susceptible de se manifester par des symptômes assez variés. Ceux de ces symptômes qui n'ont rien à voir avec la fonction reproductrice seront examinés très sommairement dans un premier chapitre. D'autres intéressent de très près cette fonction et constituent la célèbre question de la castration parasitaire indirecte. C'est surtout à l'étude histologique de cette question, encore neuve, semble-t-il, que l'on s'attachera de préférence. Mais la castration parasitaire indirecte n'étant au fond qu'une atrophie ou une dégénérescence des gonades, consécutive à l'affaiblissement général, son étude

---

[1] Il est très probable que le parasite ne rejette aucun excrément durant toute une période de vie peu active, les résidus de l'absorption intestinale s'accumulant alors simplement dans le tube digestif. Ceux qui sont évacués dans la période subséquente de métabolisme suractif restent dans la gaine de fixation, ou ne tombent dans la cavité générale de l'hôte qu'au moment de la sarcophagie.

Des produits toxiques, élaborés par sécrétion ou résultant des processus même de désynthèse, ne peuvent guère manquer d'être rejetés. Il est sûrement difficile d'isoler leurs effets propres, dans le cas des macroparasites dont il s'agit ici; de toutes façons, il semble que ces produits ne dépassent ni en quantité ni en nocivité les limites au-delà desquelles les organes dépurateurs de l'hôte ne suffiraient plus à leur élimination.

aurait été par trop incomplète sans un coup d'œil comparatif sur d'autres castrations indirectes, c'est-à-dire sur les dégénérescences qui peuvent survenir dans les organes reproducteurs du fait d'une autre cause que le parasitisme. Enfin, à l'occasion des phénomènes rencontrés dans ces dégénérescences, quelques données de caryopathologie seront ajoutées en appendice sur l'aptitude spéciale du noyau cellulaire à lutter contre les causes qui menacent son intégrité et à survivre, dans certaines conditions, au corps cytoplasmique.

Les espèces utilisées sont les suivantes :

Coléoptères.

Crioceris asparagi L.

Diptères.

Blepharidea vulgaris Fall.
Compsilura concinnata Meig.
Cyrtophlebia elata Meig.
Cyrtophlebia ruricola Meig.
Fausia radicum (F.) B.B.
Gymnopareia pilipennis Fall.
Gymnosoma rotundatum L.
Hyria tibialis Fall.
Ptychomyia selecta Meig.
Thrixion Halidayanum Rond.
Uclesia fumipennis Girschn.

Hémiptères.

Piezodorus incarnatus Germ.

Hyménoptères.

Apis ligustica Spin.
Bombus terrestris Illig.

Lépidoptères.

Acronycta aceris L.
Chondrostega vandalicia Mill.
Evetria buoliana Schiff.
Vanessa urticæ L.
Vanessa Io L.

Orthoptères.

Forficula auricularia L.
Leptynia hispanica Bol.
Leptynia attenuata Pant.

Chapitre I.

Dégâts indirects n'intéressant pas la fonction reproductrice.

A. Épuisement parasitaire des réserves graisseuses.

1. Les chenilles et, plus généralement, les larves phytophages, qui ne discontinuent en quelque sorte pas de manger, montrent rarement de l'amaigrissement parasitaire. Tant que les parasites qu'elles hébergent sont

modérément nombreux, ou du moins tant qu'ils ne sont pas entrés dans leur phase de croissance rapide et de métabolisme suractif, il est difficile de constater une disparition de graisse qu'on doive nécessairement leur imputer; car il faut toujours tenir compte du fait mentionné ci-dessus, que cette réserve peut presque faire défaut, même chez les individus normaux. Dès que survient la période de métabolisme suractif, il peut bien y avoir et il y a même en général disparition de lobes adipeux là où peuvent atteindre les crochets buccaux du parasite, mais par lésion directe; partout ailleurs les lobes conservent leur aspect normal.

Tout se passe, durant le métabolisme lent du parasite, comme si l'organisme hospitalier était insensible à son action, les apports alimentaires le mettant en mesure de compenser les pertes subies; dès que la période des grandes soustractions a commencé, il semble que les phénomènes se précipitent trop pour qu'il ait le temps de réagir en résorbant, pour y faire face, ses réserves encore disponibles.

2. Chez les adultes, on peut fréquemment remarquer une disparition de graisse manifestement due à l'influence parasitique. Des *Piezodorus* porteurs d'une ou de deux grosses larves de *Gymnosoma*, des *Leptynia* un peu abondamment infestés par des *Thrixion* déjà avancés, ont leurs lobes adipeux matériellement intacts, mais rapetissés et appauvris de graisse au point qu'il faut souvent de l'attention pour les reconnaître dans les dissections. Sur les coupes, ces lobes ne se montrent plus que comme des lames de cellules compactes, très petites et très aplaties par rapport aux cellules normales, assez semblables à de gros amibocytes qui se seraient accolés entre eux. Déjà signalé dans un précédent travail (Pantel, 98, fig. 22), ce fait à pu être confirmé pas de nouvelles observations; les fig. **104**, **103** du travail actuel montrent comparativement l'état du corps cytoplasmique à l'état d'émaciation totale et à l'état de semi-émaciation parasitaires, chez un imago de *Leptynia*. L'émaciation complète est rarement réalisée.

A la différence des parasites de larves, les parasites d'adultes semblent être exclusivement ou du moins très principalement hémophages. Leur métabolisme demeure plus lent, l'organisme hospitalier lutte contre les soustractions qu'il subit en suppléant aux apports insuffisants de l'alimentation par la résorption et l'utilisation des réserves antérieurement emmagasinées. Les faits allégués ne se rapportent, il est vrai, qu'aux réserves adipeuses, dont l'état est plus facile à constater, mais tout porte à croire que la conclusion peut être étendue aux autres.

B. Arrêt du corps adipeux à un stade inférieur de l'ontogénèse, néoténie parasitaire.

L'émaciation est une manifestation physiologique de l'affaiblissement parasitaire, l'arrêt des cellules adipeuses à un stade inférieur de leur évolution en est une manifestation biologique.

Il semble qu'on puisse interpréter comme un ralentissement de l'ontogénèse, limité à cette catégorie d'éléments, les faits déjà signalés par R. DE SINÉTY (01) chez un *Leptynia* hébergeant des *Thrixion*.

Après une étude générale du corps adipeux de l'orthoptère normal, l'auteur décrit les cinèses fort remarquables qu'on y observe fréquemment chez la larve — chromosomes de caractères spéciaux, en nombre très supérieur au nombre diploïdique de l'espèce; — il fait observer que ces cinèses font défaut chez l'adulte normal, mais se sont montrées nombreuses chez un adulte parasité.

L'examen à nouveau de tout un stock d'anciennes préparations de *Leptynia* confirme tous ces faits et conduit à distinguer dans les cellules adipeuses deux stades successifs : 1° un stade larvaire, caractérisé par un accroissement général très considérable et par de fréquentes caryocinèses plus ou moins atypiques, qui peuvent être suivies de plasmodiérèse ou conduire, par suppression de ce dernier processus, à des cellules plurinucléées à noyaux fréquemment très inégaux; 2° un stade imaginal, durant lequel les cellules des individus normaux ne montrent en général que des noyaux quiescents, celles des parasités pouvant offrir tous les caractères des cellules de larves normales. La FIG. **102**, empruntée à un imago parasité — l'état du tégument et surtout celui des ovaires ne laissent pas de doute sur le stade ontogénétique, — permet d'apprécier l'exactitude de l'assertion. Il s'agit d'une cellule trinucléée de très grandes dimensions; elle est dessinée à un grossissement deux fois plus fort que celles des FIG. **103**, **104**, mais il est facile de voir que, même si on la réduit de moitié mentalement, elle demeure bien plus grande que ces dernières. Les trois noyaux sont en état de mouvement; n_1 et n_2 montrent une métaphase atypique, n_3 est à un stade antérieur à la résorption de la membrane et au dernier modelage des chromosomes. On peut traduire l'état de choses par cette formule : chez l'imago parasité dont il s'agit, les cellules adipeuses ont conservé les caractères et la manière d'agir des cellules adipeuses de larves, se mettant ainsi en

retard sur le stade actuel de l'ontogénèse générale; l'insecte auquel on les a empruntées avait été frappé de *néoténie* partielle d'origine parasitaire, le terme étant pris dans le sens précisé par Giard et Bonnier (87, p. 195 : « il y a *néoténie* quand un animal, en devenant adulte, retient certains caractères infantiles »), plutôt que dans le sens originel de Kollmann (arrêt de la métamorphose avec développement des organes reproducteurs).

Ces faits sont à rapprocher de ceux qui ont été signalés par Mercier (07) chez les blattes adultes parasitées par une Microsporidie *(Plistophora)*. L'auteur s'exprime comme suit à propos des cellules à *Bacillus cuenoti*, mêlées aux grandes cellules adipeuses :

« Dans les lobes où l'infection ne progresse que lentement, les bacilles disparaissent peu à peu; finalement on n'en trouve que quelques-uns. A ce moment les cellules entrent en mitose; ces mitoses sont, le plus souvent, anormales, asymétriques, pluripolaires. La présence de mitoses, surtout dans le tissu adipeux de Blattes adultes, mérite de retenir l'attention; jamais, à ma connaissance, semblable observation n'a été faite dans le tissu adipeux d'Insectes adultes [1] » (op. cit., p. 834). Et plus loin, toujours à propos des lobes où l'infection progresse lentement : « (Les cellules à bacilles) perdent leurs caractères différentiels et font retour au type embryonnaire. Les autres cellules de ces lobes, cellules graisseuses et cellules à urates, se comportent de même ».

Mercier observe donc, comme réponse réactionnelle à l'action parasitaire, dans les trois sortes de cellules des lobes adipeux de la blatte adulte, un retour à l'état embryonnaire et une poussée mitotique déterminant « l'apparition d'un tissu de néoformation qui rappelle certaines tumeurs cancéreuses ».

Il n'y a pas retour à l'état embryonnaire chez *Leptynia*. Il est digne de remarque, et de Sinéty a très justement appelé l'attention sur cette circonstance, que la caryocinèse a lieu, dans les cellules adipeuses de cette espèce, sans que le corps cytoplasmique perde ses caractères, la division distribuant simplement aux cellules-filles, quand elles se séparent, la part de réserves graisseuses incluse dans le cytoplasme qui leur échoit. Les phénomènes s'y déroulent sans modification saisissable dans la morphologie particulière de la zone à réserves; tout au plus peut-on concevoir que l'élabo-

[1] Les données très explicites de de Sinéty étaient bien relatives à un insecte adulte, parasité, il est vrai, comme d'ailleurs les blattes de Mercier.

ration et la transformation de ces matériaux s'y trouvent suspendues, comme est suspendu, d'après les observations de Meves (99), le travail même de la sécrétion dans les cellules rénales de la salamandre. Mais s'il n'y a pas recul jusqu'à l'état embryonnaire, il y a du moins arrêt dans l'évolution.

Il serait intéressant de rechercher si les blattes parasitées, dont les cellules adipeuses montrent des figures de division, n'auraient pas été envahies avant leur dernière mue [1].

C. Ralentissement de l'ontogénèse générale.

Au lieu de se limiter à une formation particulièrement sensible, le retard dans la marche de l'ontogénèse peut s'étendre à tout l'organisme et se manifester par la prolongation du stade larvaire.

Rappelons en premier lieu que le fait a été énoncé déjà, avec quelques réserves il est vrai, à propos de *Leptynia*, parasité par *Thrixion* (Pantel, 98).

On peut aisément le vérifier sur *Forficula auricularia*, dans les localités où l'espèce est très abondante et très parasitée. Il est même possible, les parasites appartenant à des groupes zoologiques très divers, de constater que l'organisme hospitalier n'est pas également sensible à l'influence de tous : ce ne sont pas les larves de diptères, pourtant plus grosses et en apparence plus brutales, ce sont les Mermithides, d'allure générale très indolente, mais qui agissaient peut-être depuis plus longtemps, qui, dans les cas observés, se sont montrés les plus nocifs [2].

Le retard de la métamorphose est particulièrement aisé à remarquer chez les chenilles, lorsque le parasite est de ceux qui mûrissent au voisinage de l'époque où le phénomène devrait survenir. Il se fait alors, parmi les individus d'une même espèce qui se sont développés en même temps, un

[1] Dans un travail ultérieur, Mercier (08) fait observer que les larves de blatte sont effectivement plus souvent parasitées que les imagos, ce qui semblerait indiquer que l'infection est souvent mortelle. — Cela indique en tout cas qu'elle est précoce et que les individus chez lesquels on trouve des caryocinèses pourraient bien être des individus néoténiques.

[2] A Vals, près Le Puy, où l'espèce fut très abondante et très parasitée en 1901, tous les individus rencontrés au milieu de juillet étaient encore à l'état de larve; la mue se fit pour le très grand nombre durant la dernière moitié du mois et les individus qui ne l'avaient pas encore faite le 10 août étaient tous parasités par des *Mermis*.

véritable triage : ceux qui sont normaux ou porteurs de parasites non épuisants (larves jeunes d'hyménoptères ou de diptères) se chrysalident, ceux qui hébergent des parasites épuisants, pas.

Voici p. ex. une colonie de *Vanessa (V. urticæ, V. Io)* provenant de la même ponte et vivant sur la même touffe d'orties. Elle évolue synchroniquement sans se disperser beaucoup jusqu'au voisinage de la dernière mue. A cette époque un certain nombre d'individus abandonnent la plante nourricière comme sur un signal donné, et vont à la recherche d'un support à leur convenance pour se suspendre et se métamorphoser : l'observation ultérieure fera voir que c'étaient des chenilles normales ou porteuses de parasites encore inoffensifs. D'autres individus restent; l'exploration directe montre qu'ils sont presque tous porteurs d'une, quelquefois de deux grosses larves de diptère *(Hyria tibialis, Blepharidea vulgaris, Compsilura concinnata....)*; abandonnés à eux-mêmes ils s'alimentent encore quelque temps, deviennent de plus en plus languissants et succombent sans avoir cherché à se chrysalider ou au cours des manœuvres de la chrysalidation.

Les chenilles d'*Evetria buoliana*, que l'on trouve au printemps dans les galles résineuses des pins, évoluent presque synchroniquement, les influences saisonnières ayant fini par effacer les différences réelles d'âge qui doivent exister entre elles. Or, à une époque où le très grand nombre des individus est chrysalidé, les quelque 10 % qui restent (Gemert, fin mars 1910) et qui continuent de manger, sont tous parasités par une larve de *Gymnoparcia pilipennis (Tachinidæ)*, ou par des larves de *Braconidæ* qui finiront par les tuer avant la chrysalidation. Il y a quelques exceptions, mais en petit nombre et portant presque toujours sur des chenilles mal venues.

Des faits analogues ont été signalés par divers observateurs, postérieurement à la publication relative à *Leptynia*. Wheeler (10) rappelle que Dodd en 1906, Howard en 1908 ont mentionné, chez des chenilles et des larves de Formicides parasitées par des Chalcidides, un retard de la croissance et du développement.

Plus anciennement, Schneider (85_a) avait trouvé que les larves de Culicides infestées par les *Mermis* ne s'empupent généralement pas : c'est le retard évolutif indéfiniment prolongé.

D. Accélération des phénomènes préparatoires à la nymphose.

Le ralentissement de l'ontogénèse semble être lié à un degré de l'affaiblissement parasitaire qui doit être atteint, mais non dépassé; l'influence doit être assez marquée pour empêcher l'organisme hospitalier de parvenir à l'état de développement externe et de maturité interne qui amène normalement la crise nymphale; mais si elle est trop accentuée elle pourra donner *avant l'heure* le signal de cette même crise. Les chenilles à évolution lente, dont le dernier âge peut se prolonger beaucoup, à la seule condition que la nourriture soit abondante, se prêtent le mieux à la constatation de cette influence parasitique.

Sur un lot de *Chondrostega Vandalicia* au dernier âge (hiver ou printemps) on peut remarquer, les années où l'espèce est abondamment parasitée par *Uclesia fumipennis*, que certains individus continuent de manger tandis que d'autres cessent, se vident, cherchent un abri, perdent leurs poils et se mettent à filer : ce sont, presque à coup sûr, des individus porteurs d'un nombre parfois considérable (1-9) d'*Uclesia* au III[e] stade, dont quelques-uns sont entrés déjà dans leur période de métabolisme suractif et ne tarderont pas à faire œuvre de carnassiers; la chenille, dans de telles conditions, succombe rapidement, quelquefois après de simples tentatives de filage, quelquefois après avoir fini son cocon, mais avant de se chrysalider.

De nombreuses chenilles d'*Acronycta aceris*, abondamment parasitées par *Compsilura concinnata* (Vals, 1901), ont permis de faire des observations analogues.

En dehors des chenilles, la larve de *Crioceris*, parasitée par *Meigenia floralis*, se prête aux mêmes constatations. Dès que l'action du parasite devient plus débilitante ou plus brutale, cette larve cesse de manger, se laisse tomber de sa plante nourricière ou, quelquefois, en descend méthodiquement le long de la tige, et cherche à se nymphoser, l'acte échouant d'ailleurs très généralement, par suite de l'aggravation rapide des ravages. Pendant ce temps, les larves normales de même âge continuent de manger.

On connaît trop peu le mécanisme de la nymphose normale pour pouvoir tenter une explication des phénomènes anormaux dont il s'agit ici. Il y faut faire une place aux impulsions instinctives proprement dites, mais de telles impulsions supposent en tout cas un stimulus et on conçoit mal que la seule morsure du parasite puisse réveiller la tendance à des actes

qui sont d'ordinaire liés à la nymphose. Il semblerait plus rationnel de chercher le stimulus dans l'état particulier où se trouvent mis les organes de l'hôte à un moment donné de la période des ravages, et qui peut rappeler par un côté la phase de maturation larvaire. Parmi les particularités peut-être les plus saisissables de celle-ci, il faut signaler l'accumulation intensive des réserves, qui modifie à vue d'œil l'état du corps adipeux et qui doit retentir sur l'hémolymphe sous la forme d'une disparition insolite des matériaux déversés par le tube digestif. Pourrait-on penser que, par ses emprunts devenus subitement très rapides, le parasite produit dans cette humeur une décharge en quelque sorte comparable, et par là détermine l'entrée en scène des divers symptômes qui s'y trouvent biologiquement associés?

Simples remarques sur la débilitation musculaire et quelques malformations d'origine parasitaire.

1. Dès qu'ils deviennent considérables sans être compensés par la nutrition — ce qui est aisément le cas chez les adultes âgés, — les emprunts parasitaires ne peuvent manquer d'amener un ralentissement dans l'activité fonctionnelle des divers systèmes organiques. Le système musculaire, par sa nature même, est un de ceux dont l'altération se manifeste le plus aisément. Aussi Künckel [1] a-t-il pu relever, chez les acridiens ravageurs parasités par des larves de Muscides, toute une série de symptômes dont le principal est l'inaptitude au vol ou l'*apténie*. Dans une armée d'acridiens il se fait un triage spontané des individus valides d'avec les malades, comme nous avons vu qu'il s'en fait un dans une colonie de chenilles.

Point de doute qu'une apténie successivement plus marquée ne survienne chez certains adultes étudiés dans ces recherches, tels que *Piezodorus incarnatus* et *Bombus terrestris*, qui finissent par périr des suites du parasitisme; toutefois, les circonstances n'ont permis aucune constatation précise à cet égard.

2. Les parasites de grande taille exercent forcément sur l'exosquelette de l'hôte une pression tendant à le déformer et développent dans ce tégument une contre-pression qui peut les obliger eux-mêmes à se déformer.

Dans ce conflit, c'est rarement le parasite qui cède. Pourtant, lorsque

[1] C. R. Acad. Sc. Paris, t. 118, 1894.

le tégument de l'hôte résiste, il peut subir des déformations considérables. C'est ainsi que, chez le ♂ filiforme de *Leptynia attenuata*, les larves de *Thrixion* ne se font une place qu'à la condition de s'effiler démesurément. La déformation est d'ailleurs temporaire, puisqu'il s'agit d'un organisme à corps mou; elle ne semble pas compromettre nécessairement l'évolution ultérieure.

Il arrive bien plus fréquemment que les parois abdominales de l'hôte se distendent. Si l'effet est peu marqué, il demeure comparable au gonflement qui résulte de l'accumulation des aliments dans le tube digestif, ou de celle des produits sexuels dans les gonades; il passe aisément inaperçu. Plus accentué, il peut aller jusqu'à une déformation monstrueuse qui n'est pas sans analogie avec la distension des ♀♀ gravides de *Meloe* ou de *Termes*. La curieuse forme de fourmi ouvrière que Wheeler a fait connaître sous le nom de « Mermithergates » est principalement caractérisée par une distension de ce genre, due à des Mermithides [1]. Chez certains locustiens fouisseurs dont l'exosquelette abdominal est presque entièrement membraneux, de gros Gordiides déterminent des déformations très comparables à celles-là; ils s'enroulent en un large anneau à plusieurs tours, qui distend l'abdomen de l'hôte et le transforme en une sorte de tambour.

Tous ces effets accompagnent généralement la castration parasitaire, mais rien ne prouve qu'ils en dépendent.

Chapitre II.

Dégâts indirects atteignant la fonction reproductrice, castration parasitaire indirecte.

A. Historique et bibliographie de la castration parasitaire indirecte chez les Arthropodes en général et spécialement chez les Hexapodes.

1. *Travaux de* Giard (1869-1889), *de* Giard *et* Bonnier (1887). — Sous le nom de castration parasitaire, Giard a doté la biologie d'un chapitre à peu près nouveau [2], qu'il s'est constamment attaché à enrichir de faits

(1) Voir à ce sujet le beau travail de Wheeler (10), p. 420, fig. 6.

(2) Divers entomologistes avaient signalé déjà l'atrophie des organes reproducteurs chez les insectes parasités. C'est à Réaumur (1742) que remontent les premières observations sur la stérilité des bourdons parasités par les nématodes, comme le fait remarquer Schneider (85,a). Newport (1848, cité

et d'idées, durant la plus grande partie de son active carrière de chercheur. Il y revient avec prédilection : « pour ma part je mets, au nombre des découvertes dont je suis le plus fier, celle de la *castration parasitaire* et des lois morphologiques qui en découlent », écrit-il dans ses *Titres et travaux* (96, p. 5), et cette confidence doit être prise ici, c'est clair, non pour un banal retour de satisfaction personnelle, mais pour l'expression voulue de l'estime dans laquelle il tenait le sujet.

Dans ce même livre, le savant biologiste rappelle, en résumant les principaux, ses nombreux travaux sur la castration parasitaire : quatorze notices ou publications étendues, s'échelonnant de 1869 à 1889. Des XXVI thèses ou conclusions générales qu'il reproduit (p. 255 et suiv.), extrayons quelques points où se précise, dans ce qu'elle a de plus intéressant pour nous, la pensée de l'auteur :

Lorsqu'un parasite en se développant entraîne la stérilité de son hôte (action comparable à celle d'un organe hypertrophié déterminant l'arrêt de la reproduction sexuée), il y a *castration parasitaire*, et celle-ci est *indirecte* si le parasite n'est pas immédiatement en rapport avec les glandes génitales de l'hôte. — Le parasite gonotome est souvent substitutif : il occupe la place qu'occuperaient normalement les glandes génitales ou les produits de la génération et en prend l'aspect. — Les effets de la castration parasitaire sont variables avec l'époque de l'infestation, avec l'espèce, le sexe ou même avec l'individu infesté. — Les modifications provoquées peuvent porter simultanément sur les organes génitaux internes et externes ou exclusivement sur les internes; elles peuvent intéresser les caractères sexuels secondaires et l'instinct. — La castration parasitaire peut produire chez un animal d'un sexe déterminé des caractères sexuels secondaires et des tendances instinctives du sexe opposé. — La castration parasitaire est parfois temporaire et disparaît lorsque l'organisme est débarrassé du parasite.

Les recherches personnelles de Giard ont porté sur un grand nombre de végétaux et d'animaux, mais se sont étendues surtout sur les crustacés, qui lui ont fourni les résultats les mieux caractérisés. La castration de deux

---

d'après J. Pérez, 86) avait même donné du phénomène une interprétation très juste, en l'attribuant à la soustraction par le parasite des réserves nutritives destinées à fournir à l'accroissement et au développement de tout l'organisme. Giard et Bonnier (87, p. 192) ont rappelé de leur côté que l'atrophie des ovaires chez un Pentatomide parasité par une larve d'*Ocyptera bicolor* (dipt.) est explicitement mentionnée par L. Dufour dans un travail de 1827. Mais, si quelques faits de castration parasitaire avaient été entrevus, il est clair qu'ils ne mettaient entre les mains des biologistes que des données vagues, par trop insuffisantes pour fonder des rapprochements et conduire à la découverte de lois générales.

insectes homoptères du genre *Typhlocyba (T. Hippocastani* J. Edw. et *Douglasi* J. Edw.) parasités par une larve d'hyménoptère *(Aphelopus melaleucus* Dalm.) et une larve de diptère *(Atelenevra spuria* Meig.) fait l'objet d'une des nombreuses notes à l'Académie des Sciences. Dans ces deux cas l'attention de l'auteur s'est principalement portée sur les organes génitaux externes où il a cru constater des réductions et des simplifications surtout sensibles sous l'influence de l'hyménoptère, réelles encore quoique moins prononcées sous celle du diptère. D'une façon générale, l'auteur tient que la castration parasitaire des insectes n'obéit pas à d'autres lois que celle des crustacés ou des vertébrés.

Les faits utilisés relèvent surtout de la morphologie ou de l'anatomie microscopique. L'exploration histologique des organes internes semble avoir été impossible ou n'a été faite que sommairement. Chez *Eupagurus bernhardus* parasité par *Phryxus paguri,* Giard a trouvé que le testicule renfermait des spermatozoïdes avortés, très incomplets.

2. *Recherches de* A. Schneider *sur Sphærularia bombi* [1] (1885_a). — Le travail de Schneider a porté principalement sur le parasite; ce n'est qu'incidemment qu'il mentionne les effets du parasitisme. Les bourdons reines hébergeant des *Sphærularia* ont des organes sexuels développés, alors que ces organes, remarque l'auteur, demeurent très en retard chez les larves de Culicides et de *Locusta* qui portent des *Mermis;* pourtant ces reines ne fondent pas de colonie : « die mit *Sphærularia* infizirten Hummelweibchen gründen keinen Staat » (op. cit., p. 9); elles continuent

(1) Dans la seconde partie de ses recherches, Schneider (85*b*) propose d'abandonner le nom spécifique de Dufour, comme contraire aux règles de la nomenclature des vers intestinaux (Rudolphi) et de donner à celui-ci le nom de *Sph. cunctatrix*.

La nomenclature de *Sphærularia bombi* est certainement à rectifier, mais peut-être faudrait-il songer à faire disparaître avant tout un vice plus radical que la défectuosité de forme visée par la critique de Schneider. Dufour a décrit et nommé comme un animal ce qui n'est en réalité qu'un organe en survie. Les désignations de « Nahrthier » et de « Geschlechtsthier », introduites par Schneider pour distinguer l'animal de l'ovaire qui s'en sépare en continuant de vivre et de développer ses produits, ne sont pas entièrement satisfaisantes, incluant l'une comme l'autre l'idée d'animal complet. Ce n'est d'ailleurs pas dans un travail comme celui-ci qu'on peut songer à discuter des questions de systématique. Il n'y a, évidemment, qu'à retenir le nom universellement employé de Dufour, le contexte indiquant suffisamment s'il est appliqué au ver ou au sac bosselé qui s'en détache et lui survit.

Leuckart (87) s'est prononcé catégoriquement pour le maintien du nom spécifique aussi bien que du nom générique du Dufour. Il est visible toutefois que, pratiquement, son amour de la précision souffre des inconvénients qu'ils entraînent. Il est amené à parler presque constamment de « Schlauch » pour désigner l'objet décrit par Dufour, et à réserver le nom de *Sphaerularia* pour le ver que le naturaliste landais n'a pas connu.

de voler à l'air libre, à une époque (commencement de juin) où toutes les reines normales demeurent dans leur nid.

L'influence du parasite ne porterait donc pas ici sur les gonades et se trahirait plutôt par des modifications d'ordre psychique. Nous verrons plus loin que les organes peuvent être très profondément atteints et que l'instinct de la nidification ne l'est que pour un degré prononcé d'affaiblissement parasitaire.

3. *Recherches de* J. PÉREZ *sur les Andrena stylopisés* (1886). — L'année même où GIARD communiquait à l'Académie des Sciences sa première note sur la castration parasitaire chez les animaux (castration des crustacés décapodes par les rhizocéphales), J. PÉREZ faisait connaître chez les *Andrena* (hyménopt.) parasités par les *Stylops* (strepsipt.) un cas de castration parasitaire demeuré très célèbre, qui n'a pas peu contribué à accréditer l'idée d'un processuss réactionnel biologiquement unique, commun à tous les animaux parasités.

Les faits principaux signalés par PÉREZ sont les suivants :

Une femelle stylopisée a généralement la tête plus petite que la femelle normale, les pattes postérieures grêles, à brosse plus ou moins réduite; la couleur de la face tend à imiter celle du mâle; les tubes ovariens sont arrêtés dans leur développement; l'instinct du butinement est aboli.

Un mâle stylopisé peut avoir la tête plus petite, la brosse plus développée que le mâle normal; la coloration de la face tend à imiter celle de la femelle; le testicule du côté où est logé le parasite est atrophié; les cellules spermatiques s'y segmentent, mais sans produire de spermatozoïdes; le testicule du côté opposé peut demeurer normal ([1]).

Ainsi, « l'Andrène stylopisée n'est pas seulement une femelle ou un mâle amoindris : c'est une femelle qui emprunte les attributs du mâle; c'est

---

([1]) L'auteur explique fort plausiblement comment la présence d'un *Stylops* peut entraîner l'atrophie des deux ovaires et celle d'un testicule seulement. Dans le cas d'un *Andrena* femelle, la compression peut être hors de cause, de par la situation du parasite, seulement la maturation des œufs exigerait plus de réserves nutritives qu'il n'y en a de disponibles; dans celui d'un mâle, l'un des testicules peut au contraire être comprimé, mais la soustraction des matériaux nutritifs n'est pas telle que le développement et le fonctionnement de l'organe symétrique en soient nécessairement compromis : « Le complet développement des ovaires exige (donc) une quantité bien plus considérable de substance nutritive que celle qui peut suffire à la parfaite évolution des testicules. Par suite, l'absorption du tissu adipeux, sans parler des aliments liquides, par le fait de la larve parasite, doit être moins préjudiciable à l'organe mâle qu'à l'organe femelle » (op. cit., p. 22).

Tout cela vaut sans doute pour une catégorie d'hôtes vis-à-vis d'une catégorie de parasites. Nous verrons plus loin que, dans certains cas, la gonade mâle paraît au contraire plus sensible que la gonade femelle.

un mâle qui revêt les caractères de la femelle » (op. cit., p. 13 du tirage à part).

Atrophie des gonades et modification des caractères sexuels secondaires, tels seraient, d'après ce travail, les traits les plus saillants de la castration parasitaire chez les hexapodes. Nous verrons un peu plus loin que Wheeler, se trouvant dans l'impossibilité de concilier ces résultats du distingué professeur de Bordeaux avec les siens propres, formule de sérieuses réserves en ce qui regarde les caractères sexuels secondaires.

Comme ceux de Giard, le travail de Pérez est essentiellement morphologique et anatomique; un petit nombre de figures histologiques représentent des cellules dissociées peu grossies et difficiles à identifier.

4. *Données de* Leuckart *concernant l'influence des nématodes parasites sur leur hôte* (1857). — Leuckart partage avec le célèbre helminthologue de Giessen l'honneur d'avoir éclairci l'histoire biologique, en apparence si paradoxale, de *Sphærularia bombi.* Dans le mémoire détaillé qui a suivi de près une communication préliminaire (85) contemporaine des publications de Schneider, il examine l'influence du parasite sur la fécondité de son hôte. Il trouve des bourdons infestés dont les ovaires n'ont aucun œuf mûr, mais sont d'ailleurs bien développés : « Anatomisch sind diese Organe vollständig entwickelt,... aber ausgebildete Eier fehlen » (op. cit., p. 627). D'autres ont des œufs d'aspect normal (l'auteur entend ici des œufs mûrs), mais en moindre quantité que les reines normales. La fécondité est visiblement diminuée, comme elle l'est chez *Hylobius pini* (coléopt.) sous l'influence d'un autre remarquable nématode, *Allantonema mirabile*, étudié dans le même travail. La cause en est que les parasites soutirent à leur profit une partie des matériaux nutritifs nécessaires au développement de l'œuf, et peut-être aussi que « durch ihre blosse Anwesenheit die vegetativen Functionen ihrer Wirthe in nachtheiliger Weise beeinflussen ».

La diminution de la fécondité entraine cette conséquence que les reines infestées ne fonderaient pas de colonie (Schneider). Leuckart n'accepte pas sans réserves qu'il n'y ait jamais essai de nidification, même de la part de reines qui mûrissent des œufs. Mais en tout cas la population ouvrière d'une jeune colonie fondée dans de telles conditions serait trop réduite pour que la reine pût se dispenser de prendre part aux travaux d'approvisionnement et périrait probablement bientôt, « um so sicherer, als die in der Leibeshöhle der Königin allmählich massenhaft sich ansammelnden jungen Sphœrularien dem Leben derselben vorzeitig ein Ziel setzen » (op. cit., p. 628).

Ainsi que nous le verrons plus loin, les idées de Leuckart sur ce dernier point serraient la réalité de plus près que celles de Schneider. Par contre, ses observations sur l'état des ovaires sont très incomplètes et quelque peu incohérentes, ayant été faites sans tenir compte de l'époque et des autres circonstances qui influent sur la gravité des emprunts parasitaires.

5. *Cas des femelles de phasmes parasitées par la larve de Thrixion* (Pantel, 1898). — En plus de l'atrophie générale des ovaires, ce nouveau cas a permis de retrouver chez les hexapodes deux particularités de la castration parasitaire connues seulement chez les crustacés : 1° le parasite est substitutif au sens défini par Giard, 2° la castration peut être temporaire. Le caractère substitutif ressort du fait que le parasite s'installe ordinairement parmi les ovarioles et prend la couleur jaune des œufs immatures de l'hôte, dont il a d'ailleurs à très peu près, chez les espèces du genre *Leptynia*, la forme et la grandeur [1]; le phasme survit en général à l'évasion des larves du diptère, se refait de l'épuisement et finit par pondre des œufs normaux [2].

L'intérêt particulier de ce cas de parasitisme consiste précisément en ce qu'il permet d'entrevoir une explication assez simple de la substitution parasitaire et du mimétisme interne qui lui est souvent associé. Le parasite s'installe parmi les ovarioles de l'hôte parce que cette place est privilégiée, tant au point de vue de la distribution d'air qu'à celui de la protection mécanique. Les ressemblances de forme et de taille sont fortuites. L'homochromie peut bien tenir à l'identité de matériaux de synthèse empruntés à l'organisme nourricier, à la fois par l'ovocyte et par le parasite; il faut seulement supposer que ces matériaux peuvent se convertir en une substance de couleur jaune, susceptible de se dissoudre d'une part dans les plaquettes vitellines de l'ovocyte, d'autre part dans l'hémolymphe de la larve étrangère. C'est une interprétation de ce genre qui a été insinuée par Giard et Bonnier (87, p. 182) pour le mimétisme chromatique des entonisciens parasites des crabes.

Les influences parasitiques du *Thrixion* n'ont été étudiées, dans le travail ici rappelé, que macroscopiquement.

---

(1) Ces faits sont exacts. La conclusion qui en avait été déduite, savoir que chez les phasmes les femelles seules devaient être parasitées par la larve de *Thrixion*, manquait de rigueur; elle a été démentie par l'observation (Pantel, 10).

(2) Dans ces cas de nouvelle poussée ovogénétique, les œufs de *Leptynia hispanica* ont toujours été normaux; ceux de *Bacillus gallicus* ont parfois montré des déformations et une réduction sensible de toutes les dimensions.

6. *Recherches de* BRUNELLI *sur les reines des Termitides* (1905-06). — GRASSI et SANDIAS (93-94) avaient trouvé que, chez *Calotermes flavicollis* et *Termes lucifugus*, les ouvriers et les soldats (castes neutres, à gonades non développées) ont une ampoule cœcale constamment distendue par une énorme quantité de protozoaires flagellés [*Lophomonadidæ*, *Cercomonadidæ*, *Pyrsonymphidæ* [1]], les sexués (caste royale) étant presque indemnes et les individus qui passent à la caste royale (individus royaux de *complément* ou de *substitution*) ne développant leurs organes reproducteurs qu'après s'être débarrassés de leurs protozoaires [2]. Reprenant et complétant ces curieuses observations, BRUNELLI (05) constate que « nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi havvi una distruzione degli oociti » et que « il rapporto ben stabilito tra l'esistensa dei Protozoi nell' intestino e la distruzione degli oociti, ha tutti i caratteri di uno di quei fenomeni che GIARD chiama fenomeni di castrazione parasitaria, e precisamente si avrebbe a che fare con un interessante fenomeno di castrazione parasitaria indiretta » (op. cit., p. 718, 719).

BRUNELLI s'est justement préoccupé du point de vue histologique. Une figure empruntée à *Calotermes flavicollis* montre deux grands ovocytes en voie de résorption, faisant contraste avec un certain nombre de petits qui sont bien conservés, d'où l'auteur infère que la parasitation s'est produite quand les ovaires étaient dans un état de développement déjà avancé, et que l'influence parasitique s'est manifestée sur les ovocytes âgés par la destruction, sur les jeunes par un arrêt de développement.

Dans un travail ultérieur, où il confirme ces conclusions, BRUNELLI (06) s'étend principalement sur les discussions théoriques relatives à l'origine des castes neutres chez les insectes sociaux.

7. *Étude de* WHEELER *sur la castration parasitaire et les autres espèces de castration chez les insectes* (1910). — Il s'agit d'un travail revisionnel d'une portée considérable, dans lequel l'assimilation des hexapodes aux crustacés et aux vertébrés, en ce qui regarde la connexion des caractères sexuels primaires et secondaires, est sérieusement discutée et, à ce qu'il semble, définitivement écartée.

---

(1) D'après WHEELER (10), les protozoaires trouvés par GRASSI et SANDIAS seraient des ciliés et des grégarines.

(2) Les auteurs admettent que la transformation néoténique des individus ordinaires en individus royaux de substitution est subordonnée, au moins comme condition, à la salive qui leur est donnée par les larves et les nymphes. Ce serait cet aliment spécial qui tuerait ou expulserait leurs protozoaires et permettrait le développement de leurs organes génitaux.

L'observateur américain apporte d'abord le fait nouveau d'une guèpe sociale, *Polistes metricus* SAY, parasitée par un strepsiptère, *Xenos Wheeleri* PIERCE, laquelle, à l'inverse des *Andrena* étudiés par PÉREZ, ne subit du fait de la stylopisation aucune modification un peu nette de ses caractères sexuels secondaires. Quelques changements s'observent dans la coloration des individus parasités, mais « the results are not capable of very precise formulation » (op. cit., p. 387). Des modifications dans le comportement, telle une diminution de la tendance à faire usage de l'aiguillon, s'expliquent par l'affaiblissement général de la vitalité, résultant d'une insuffisance de la nutrition.

Suit une revision critique de toute la question, dont les points principaux peuvent se résumer ainsi qu'il suit.

A côté de la castration « surgical », « or true castration », consistant dans la destruction ou la lésion des gonades, et donc dans l'abolition des caractères sexuels primaires, il y a lieu de distinguer la *castration physiologique* et la *castration parasitaire*.

La castration physiologique inclut au moins trois formes de stérilité, déterminées par une nutrition insuffisante : 1° la *castration alimentaire* au sens d'EMERY (96), provoquée par l'aliment fourni à la larve, et dont les meilleurs exemples se présentent chez les hyménoptères sociaux; 2° la *castration nutriciale* au sens de MARCHAL (97), amenée par l'épuisement qui résulte de l'élevage des larves, chez les insectes sociaux; 3° la *castration phasique;* WHEELER désigne ainsi la stérilité qui tient à des conditions saisonnières ou d'ordre ontogénique (croissance), en faisant remarquer qu'elle n'est pas rigoureusement distincte des deux précédentes.

La castration parasitaire peut être individuelle (celle qui est communément envisagée depuis GIARD); elle peut être aussi sociale (celle que l'on étudie dans une colonie considérée comme une individualité d'un ordre plus élevé).

Chez les hexapodes, la castration opératoire peut amener la modification de certains caractères somatiques et même de caractères sexuels secondaires, mais non l'inversion de ces derniers. « This conclusion renders it imperative to reinvestigate the cases of stylopization in the Andrenine bees » (p. 425). Dans ce passage, WHEELER se montre assez sévère à l'endroit des conclusions de PÉREZ; dans d'autres il donne à sa pensée une expression adoucie : l'indépendance entre les caractères sexuels primaires et secondaires, bien marquée chez *Polistes*, peut être variable et manquer chez *Andrena* (p. 392).

Les modifications déterminées par les autres formes de castration : alimentaire, nutriciale, parasitaire, prennent la forme d'arrêt ou de retard de la croissance. Chez des insectes qui ont été mal nourris, les caractères imaginaux en général, sans excepter les caractères sexuels secondaires, peuvent difficilement prendre leur plein développement ; quelques-uns se montrent réduits (forceps des forficules mâles, corne thoracique des Scarabéides mâles, mandibules des Lucanides mâles, ailes de *Lasius* femelles) ; mais de telles réductions sont suffisamment expliquées par la circonstance mentionnée, sans qu'il y ait lieu de recourir à des sécrétions internes ou hormones.

Se référant à des travaux personnels antérieurs (1901, 1907), et aussi aux travaux d'Emery (1890, 1904), Wheeler rappelle l'existence chez les fourmis de la forme d'ouvrières parasitées par des *Mermis* à laquelle il a donné le nom de « mermithergates » et dont il est fait mention au chapitre précédent. De ces ouvrières sont à rapprocher les femelles vierges appelées « mermithogynes » par Mrazek (1908), qui subissent, du fait de la parasitation par des *Mermis*, une remarquable réduction des organes du vol (*Lasius niger*).

8. *Observations* de Brindley *et* Potts *sur les forficules parasitées par des grégarines* (1910). — Le forceps caudal présente chez le ♂ de la forficule ordinaire un dimorphisme très marqué, que Giard (94) n'a pas hésité à mettre sur le compte de la parasitation par les grégarines, à titre de variation d'un caractère sexuel secondaire. Pour lui, « il est possible, en effet, d'après la longueur de la pince, de prévoir qu'une forficule mâle possède des grégarines et qu'elle en possède une plus ou moins grande quantité. Comme ces parasites produisent un amoindrissement du caractère sexuel secondaire de la longueur des pinces, sans déterminer la stérilité absolue (la castration complète étant exceptionnelle), il arrive fréquemment, et c'est le cas pour les falaises de Wimereux comme aux îles de Farne, que les individus à pinces courtes, c'est-à-dire ceux qui ont des parasites, sont plus nombreux que ceux à pinces longues » (op. cit., p. 872).

Wheeler, on vient de le voir, incline à admettre ces idées, qui tendraient à faire attribuer aux forficules brachylabes une origine comparable à celle des soldats ou des ouvriers chez les termites. Brindley et Potts ont cherché à les vérifier par l'observation directe. Dans une excursion aux îles de Farne « made to resolve this debattable point », où ils ont récolté quelques milliers de forficules, ils ont soumis à la dissection plus de

50 mâles des deux formes. Il s'est trouvé que les uns logeaient une grande grégarine (probablement *Gr. ovata*), les autres pas et que les premiers, aussi bien que les seconds, appartenaient indifféremment au type « low » ou au type « high », sans qu'il ait été possible de saisir une relation entre le nombre de parasites et la longueur de la pince. Il n'y avait pas davantage de différence appréciable dans le développement des testicules, ni des autres organes sexuels internes.

9. *Notice de* MATAUSCH *sur les Membracidæ* (1911). — Chez divers Membracides de petite taille (*Carynota, Telamona, Thelia, Glossonotus*), MATAUSCH a relevé la coïncidence entre la présence de larves parasites (non déterminées, ni même caractérisées comme larves d'hyménoptères ou de diptères) et des malformations ou des arrêts de développement des organes sexuels externes.

Il y a là un cas intéressant, à rapprocher peut-être de la castration parasitaire de *Typhlocyba* étudiée par GIARD, comme l'insinue le professeur WHEELER, mais il demeure trop mal connu pour être de quelque utilité.

MATAUSCH fait remarquer que les homoptères parasités dont il s'agit ne supportent pas la captivité; les parasites eux-mêmes meurent dans l'hôte avant d'avoir achevé leur développement; ils détruisent (?) les organes sexuels internes.

Cette revision bibliographique a été allégée intentionnellement de plusieurs publications qui concernent les seuls crustacés, ou qui, bien que relatives aux insectes, ne traitent de la castration proprement dite que très secondairement. Les plus importants de ces travaux sont d'ailleurs cités ou même analysés dans le mémoire de WHEELER (10).

B. Aperçu général des phénomènes de castration indirecte d'après le matériel utilisé dans le présent travail.

a. Remarques sur les actes instinctifs qui sont en rapport avec la fonction reproductrice.

Un des exemples topiques du retentissement du parasitisme sur ces sortes d'actes, c'est le fait que, d'après les observations de SCHNEIDER, les

Bombus reines sphérularisés ([1]) ne fondent pas de colonie. Telle est en effet la règle. Aussi, à partir d'une certaine époque que SCHNEIDER a peut-être trop précisée, car elle varie avec la localité et les conditions climatériques de l'année, on ne trouve, volant sur les fleurs, que des reines parasitées, les normales étant alors occupées dans leur nid.

Mais le penchant à la nidification n'est aboli que pour un degré assez marqué d'épuisement. On peut rencontrer des reines sphérularisées butinant sur les fleurs en même temps que des reines normales et ayant comme celles-ci l'appareil de récolte chargé de pollen (Gemert, milieu de mai). Ces mêmes reines, d'ailleurs, ont des ovaires à peu près normaux : les parasites n'ont produit chez elles ni une castration prononcée, ni la suppression d'actes qui doivent être déterminés, au moins en partie, par l'état des gonades.

On doit donc admettre avec LEUCKART que des reines parasitées parviennent exceptionnellement à fonder une colonie.

b. Remarques sur les caractères sexuels secondaires.

Le matériel utilisé pour le présent travail est médiocrement favorable pour une étude rigoureuse des modifications que les caractères sexuels secondaires peuvent subir, du fait du parasitisme. Il s'agit le plus souvent de larves qui sont tuées par les parasites avant le modelage définitif des caractères imaginaux (larves de coléoptères, de lépidoptères parasitées par des diptères ou des hyménoptères endoparasites), de larves assez peu éprouvées par le parasitisme pour que leur dernière transformation en soit à peine troublée, ou d'adultes infestés quand toutes leurs formes sont arrêtées. Il faut dire en tout cas que ce matériel n'a rien montré qui ne confirme dans leur généralité les conclusions de WHEELER, relativement à l'indépendance des caractères sexuels primaires et secondaires.

Le cas particulièrement intéressant de *Forficula auricularia* infesté par les grégarines demanderait à être examiné de plus près.

Nous venons de voir, en rappelant la note de BRINDLEY et POTTS (10), que ces observateurs ont trouvé, parmi les mâles de cette espèce, des individus macrolabes infestés et des individus microlabes indemnes, double résultat pleinement confirmé par ce que l'on constate à Gemert. Tel quel il

---

([1]) On dit couramment : des andrènes stylopisées, et tout le monde trouve que c'est très court et très clair. Pourquoi ne pourrait-on pas dire, en se servant de la même désinence afin d'éviter toute confusion avec les termes de la systématique, des bourdons sphérularisés, des forficules grégarinisées.... ?

suffit, il est vrai, à infirmer l'assertion de Giard, pour qui la présence et même le nombre des grégarines pourraient être conclus de la seule forme de la pince. Mais suffit-il aussi pour démontrer rigoureusement que la forme microlabe, forme si manifestement réduite, n'implique pas une parasitation très précoce par des grégarines dont l'action épuisante aurait pu, à une époque favorable, influencer les ébauches de la pince, et dont l'organisme se serait ultérieurement débarrassé? Suffit-il pour établir que les individus macrolabes, chez qui on trouve des grégarines, n'ont pas été, au contraire, envahis tardivement, quand la forme des organes était fixée? Une réponse ferme à ces questions ne pourrait être cherchée que dans une étude un peu complète des interrelations entre la forficule et la ou les grégarines qui l'infestent.

La contamination tardive peut être appuyée sur des faits. Par ce que l'on sait des grillons domestiques, dont les adultes se contaminent aisément en mangeant les cadavres ou les déjections de leurs congénères grégarinisés, on pouvait prévoir que la même chose se passerait chez les forficules, qui ont des mœurs très comparables. Et effectivement, il a suffi de faire manger à des forficules qui étaient toutes adultes et, au moins pour le grand nombre, indemnes, des intestins de forficules parasitées, pour que deux mois après tout le lot eût des grégarines [1].

D'autre part, la contamination précoce est aussi très fréquente : on trouve déjà des kystes chez des larves qui n'ont pas encore de fourreaux alaires et qui doivent, par suite, subir au moins deux mues. Il faut même dire que dans certaines stations la proportion des individus parasités s'est montrée parfois plus élevée pour les larves que pour les jeunes adultes, mais ce résultat ne s'est pas maintenu dans toutes les explorations. L'hypothèse que des individus infestés à l'état de larve se débarrasseraient de leurs parasites à l'époque de la dernière mue n'est donc pas prouvée, pourtant les constatations faites chez les termites (Grassi et Sandias) ne permettent pas de la regarder comme invraisemblable.

Il se pourrait donc, à la rigueur, que la réduction de la pince, chez les forficules microlabes, fut imputable à une parasitation très précoce, mais temporaire. Ainsi s'expliquerait qu'à Gemert, où le nombre des individus ayant des grégarines a été très élevé en 1912, il y ait eu en même temps

[1] Inutile d'ajouter que les grégarines n'étaient pas également abondantes ni également avancées dans leur évolution chez tous les individus. Il semble qu'un petit nombre des insectes mis en observation se soit contaminé dans le repas originel, et que la contamination des autres ait eu lieu successivement par les déjections ou les cadavres de ceux-là.

une telle prédominance d'exemplaires microlabes que les macrolabes étaient de vraies exceptions ([1]).

Mais une telle influence parasitique, si elle était réelle, ce qui paraît plus que douteux, ne pourrait être interprétée que dans le sens indiqué déjà d'un effet dépendant, avec l'altération des gonades, d'une même cause commune, l'affaiblissement général.

e. Castration parasitaire proprement dite, ou altération parasitaire des gonades.

Suivant la remarque déjà faite par J. Pérez et répétée par Giard et Bonnier, les altérations parasitaires des gonades varient entre des limites très étendues avec un assez grand nombre de circonstances, dont les unes tiennent au parasite, d'autres à l'hôte. Les formules par lesquelles on cherche à les exprimer pèchent aisément par excès de précision et finissent par ne traduire que des faits individuels, si on y presse la rigueur des détails, ou par excès de vague, si on veut leur laisser une certaine élasticité. Ce qui reste toujours vrai, c'est que les phénomènes se présentent comme des symptômes d'un affaiblissement organique pouvant offrir tous les degrés; le parasite agit en accaparant à son profit les matériaux nutritifs, ou les réserves qui devaient pourvoir au plein développement somatique d'abord et germinal ensuite.

Deux cas principaux sont à distinguer.

α. L'hôte est une larve.

On peut énoncer comme règle assez générale que l'altération des gonades est peu ou pas marquée.

([1]) Voici à titre d'exemple le résultat fourni par l'exploration de 102 exemplaires, larves et adultes, pris au hasard (milieu d'août) :

larves :	sans grég.	34
	avec grég.	25
adultes femelles :	sans grég.	12
	avec grég.	9
adultes mâles microlabes :	sans grég.	16
	avec grég.	4
adultes macrolabes :	sans grég.	1
	avec grég.	1
		102

Chez une chenille d'*Acronycta aceris* abondamment parasitée par *Compsilura concinnata*, dont l'épithélium intestinal était déjà ravagé, les testicules avaient les dimensions et l'aspect extérieur ordinaires. Les coupes qui en ont été faites sont elles-mêmes à peu près normales : éléments bien conservés, des spermatogonies en division, beaucoup de spermatocytes I en voie d'accroissement ou de préparation aux divisions maturatives. Il y a des dégénérescences parmi les spermatogonies et les spermatocytes jeunes, mais elles ne dépassent pas la proportion où elles se montrent fréquemment même dans les gonades de chenilles normales. Une enveloppe de cellules adipeuses existe, comme à l'ordinaire, autour de l'organe.

La chenille d'*Evetria resinella*, parasitée par un Braconide grégaire d'espèce non déterminée, a donné lieu à des observations analogues, mais un peu plus complètes. Cette chenille, que l'on n'a que trop l'occasion de se procurer en nombre dans les *galles résineuses* des pins, est une de celles chez lesquelles le parasitisme détermine un retard évolutif très marqué, d'où résulte un triage spontané du matériel d'observation.

Si on dissèque un mâle [1] avant qu'il ait laissé voir aucun indice d'affaiblissement, on trouve, tant que le nombre des parasites n'est pas très élevé, que les gonades sont dans le même état, macroscopiquement et microscopiquement, que chez une chenille normale.

Lorsque les parasites sont nombreux, ou lorsque l'examen est fait un peu tard, l'aspect macroscopique n'est pas modifié et les coupes peuvent montrer encore des cinèses, au moins dans les zones de multiplication, mais on y remarque en même temps des dégénérescences et des nécroses donnant lieu à des résorptions locales plus ou moins importantes; on y trouve aussi des anomalies, telles que des fusions syncytiales; les massifs syncytiaux offrent parfois cette particularité que les noyaux y sont distribués périphériquement avec une véritable régularité et subissent des modifications structurales synchrones.

Si l'exploration n'est faite qu'après la sortie spontanée des parasites, les dégénérescences sont plus nombreuses; il reste néanmoins beaucoup de plages à structures normales.

En somme, le testicule larvaire consommant peu, en l'absence du fonctionnement intense qui ne doit survenir que plus tard, se trouve équivalemment doué d'une immunité relative vis-à-vis des emprunts nutritifs faits

(1) Les gonades mâles transparaissent aisément sous la peau, grâce à leur teinte sombre.

à l'organisme, ou même, comme le montre le cas d'*Acronycta*, vis-à-vis de l'inédie à laquelle il peut être réduit par l'état de l'épithélium intestinal. Évidemment, cet état de choses ne saurait se maintenir, mais nous avons vu ailleurs (PANTEL, 10, p. 173) que dans de telles conditions le parasite accélère sa maturation, devient sarcophage et tue la chenille avant que les éléments du testicule aient eu le temps de réagir.

La rareté du matériel et la difficulté de reconnaître les ovaires larvaires, au milieu des lobes adipeux qui les dissimulent, n'ont pas permis d'étudier parallèlement la gonade femelle.

β. *L'hôte est un adulte.*

L'altération des gonades prend la forme d'un simple arrêt de développement, ou d'une dégénérescence en masse.

1. Dans le premier cas, les organes sont de dimensions réduites, ne produisent pas ou ne produisent que peu de cellules sexuelles définitives, et les dégénérescences, sans s'y généraliser proprement, tendent à y devenir fréquentes. C'est le plus faible degré des dommages saisissables. Il correspond, de la part de l'organisme parasité, à une immunité relative, qui peut se rattacher principalement à deux circonstances : a) au sexe, b) à l'époque de l'infection.

a) Toutes choses égales, la gonade mâle paraît être moins sensible à l'influence du parasitisme que la gonade femelle. Dans une forficule mâle hébergeant une larve III de *Bigonichæta*, seule ou même accompagnée d'un *Mermis*, les deux testicules peuvent encore présenter l'aspect extérieur des organes normaux, alors que dans une femelle les mêmes parasites détermineraient un dépérissement prononcé des ovaires. C'est une confirmation des faits déjà signalés et très bien expliqués par J. PÉREZ (86) chez les *Andrena* stylopisés. Il faut dire pourtant que la comparaison ne donnera ces résultats qu'à la condition de porter sur des organes saisis dans la *même phase* d'évolution et d'activité, plutôt que sur des individus de même âge.

b) Une parasitation précoce, survenant à une époque où les gonades ne sont pas encore entrées dans leur phase de grande activité, passera presque inaperçue s'il s'agit d'un ♂ (forficules parasitées par des *Mermis*, des grégarines) et donnera aisément lieu à un arrêt de développement bien caractérisé s'il s'agit d'une femelle.

L'arrêt de développement est aisé à constater chez des femelles actuel-

lement adultes, mais qui ont été envahies par le ou les parasites à l'état de larves. Parmi des *Leptynia* adultes hébergeant des larves de *Thrixion* en même nombre et aux mêmes stades d'évolution, on en trouve certains dont les ovaires ne sont ni développés ni proprement flétris, et d'autres chez lesquels ces organes sont dans un état de dépérissement visible; la différence ne peut tenir aux emprunts des parasites, qui ont été les mêmes, elle tient à ce que les individus le moins éprouvés avaient été parasités avant la dernière mue, et les autres après; on peut s'en assurer en tenant compte de quelques circonstances de détail (état du tégument, présence ou absence des coques, etc.).

Le phénomène d'arrêt se montre également chez des femelles envahies à l'état adulte, mais durant leur jeunesse et longtemps avant la maturation des premiers œufs. Un exemple topique à citer à ce sujet est celui des *Bombus* reines sphérularisés, qui fera ci-après l'objet d'un examen un peu détaillé.

Comme on le voit par ces remarques, le stade des ovocytes trouvés en dégénérescence chez une femelle parasitée peut fournir une indication sur l'époque de la parasitation. Aussi Brunelli (05) s'appuie-t-il sur la dégénérescence exclusive d'œufs âgés, chez les termites reines, pour juger qu'ils ont été envahis quand déjà ils avaient des ovarioles développés. Il faut pourtant noter à cet égard que l'indication n'a pas une valeur absolue; les premiers œufs qui dégénèrent, chez les *Bombus* sphérularisés, peuvent être très inégalement développés, suivant les individus, bien que la parasitation remonte à la même époque, ou se place du moins à une époque de vie peu active où les ovarioles demeurent longtemps dans le même état. L'état des ovarioles au moment où les dégénérescences y apparaissent n'est pas rigoureusement le même qu'au moment de l'invasion; il n'y a pas eu arrêt de développement au sens strict du mot, mais ralentissement de croissance.

2. Dans les cas où l'altération des gonades prend la forme d'une dégénérescence en masse frappant à la fois un grand nombre d'éléments, ces organes offrent macroscopiquement une réduction de taille et une altération de forme telles qu'il peut être malaisé de les identifier, dans les dissections. Microscopiquement, on y trouve des nécroses et des résorptions tendant à se généraliser dans des parties considérables ou dans la totalité de la gonade; on peut y trouver aussi des anomalies cytopathologiques variées : fusions de divers ordres, cinèses irrégulières, etc.

Ces symptômes aigus accusent, du côté de la défense organique, un fléchissement dont il est intéressant de rechercher les causes.

Or, on reconnaît que ce fléchissement survient surtout dans deux circonstances : a) lorsque le parasite est relativement peu épuisant, mais est présent en nombre et continue ses emprunts à l'époque où les exigences propres des éléments sexuels sont plus impérieuses; b) lorsque le parasite devient brusquement très épuisant.

a) Quand le parasite, simplement plasmophage ou hémo-stéatophage, évolue lentement sans passer par une phase de métabolisme intense, ses emprunts tendent à être couverts par les apports alimentaires, ou du moins l'organisme lutte durant tout un temps pour y faire face au moyen de ses réserves : on peut remarquer de l'amaigrissement avant de constater des dégénérescences en masse dans les gonades. Le cas se présente au moins parfois chez les *Leptynia* thryxionisés. Les dégénérescences finissent néanmoins par survenir lorsque l'innocuité relative des parasites est compensée par leur nombre, ou lorsqu'ils aggravent leurs emprunts (dernière maturation des larves). Elles surviennent aussi lorsque, dans les gonades, les éléments sexuels sont entrés dans une phase où leur métabolisme propre est rapide, et c'est précisément pour cela que, d'ordinaire, les ovocytes les plus gros sont aussi ceux qui fléchissent les premiers.

b) S'il s'agit d'un parasite dont la dernière maturation comporte une phase de métabolisme intense, son action, après être restée inaperçue durant toute une période de vie lente, se manifeste à l'époque de la suractivité par un brusque dépérissement des gonades de l'hôte. C'est ce qui arrive chez les forficules parasitées par la larve de *Bigonichæta*. Tout se passe, dans ce cas, comme si la transformation des réserves exigeait trop de temps pour que les ravages parasitaires puissent être conjurés par cette voie; la défense fléchit et ce sont les gonades qui éprouvent directement les effets de l'épuisement.

En résumé, les altérations qui constituent la castration parasitaire proprement dite peuvent se présenter sous une forme *atrophique*, caractérisée par un arrêt, plus exactement par un ralentissement évolutif, ou sous une forme *nécrotique*, comportant la destruction en masse d'un nombre considérable, parfois même de la généralité des cellules sexuelles, ces deux formes n'étant d'ailleurs que les termes extrêmes d'une série continue comprenant tous les intermédiaires. L'atrophie correspond à un épuisement parasitaire

plus ménagé et plus lent, la nécrose massive à une action plus brutale et plus rapide. Dans les deux l'organisme lutte pour maintenir son intégrité, et les résultats de la lutte, favorables dans le cas de l'atrophie, malheureux dans celui de la nécrose massive, peuvent être considérés comme inscrits à chaque époque dans la structure microscopique de la gonade en castration.

Cette structure n'ayant guère attiré l'attention, jusqu'ici, on cherchera, dans les derniers paragraphes de ce chapitre, à en donner des exemples un peu détaillés; mais il ne sera pas inutile de faire auparavant quelques constatations sur les forficules infestées par les grégarines.

C. Données sur le cas particulier de « Forficula auricularia » infesté par des grégarines.

L'influence gonotomique des protozoaires intestinaux n'étant connue encore, semble-t-il, que par les recherches de Grassi et Sandias et par celles de Brunelli sur les Termitides, il y aurait un intérêt réel à l'étudier dans d'autres groupes, et la forficule ordinaire, abondamment infestée à Gemert par une ou plusieurs espèces de grégarines [1], se présenterait au premier aspect comme un objet favorable. On entrevoit en effet que les grégarines ne doivent exercer à une époque donnée qu'une action modérément nocive, beaucoup moins nocive en tout cas que celle de la plupart des métazoaires parasites, mais prolongée durant une grande partie de la vie de l'hôte. Et cette double circonstance devrait se prêter à dresser un tableau particulièrement net et complet des symptômes parasitiques successifs. En fait, les signes d'affaiblissement observables chez des insectes à moitié domestiqués, comme la forficule, relèvent souvent de causes multiples, et il est malaisé d'isoler, dans l'effet général, la part propre des grégarines. Les quelques constatations qui suivent ne peuvent être considérées que comme un ensemble de données préliminaires demandant à être complété.

1. *Larves à divers stades.* — A Gemert on trouve abondamment, de la fin du printemps à la fin de l'été, des larves de forficules à divers stades, hébergeant dans leur médiintestin des sporadins et des syzygies

[1] Les sporadins et les syzygies sont de forme et d'aspect général très divers

parfois très gros et très nombreux, qui se remarquent aisément par transparence à la simple dissection. Suivant les hasards de la chasse, la proportion des individus parasités est inférieure, égale ou supérieure à celle des individus indemnes.

Il est à peu près impossible de saisir des marques un peu nettes d'affaiblissement parasitaire.

Chez les femelles, dont le médiintestin n'est souvent qu'un sac à grégarines, le corps adipeux paraît normal; les ovaires, bien que très petits, sont en pleine prospérité : belles structures partout et nombreuses figures de division parmi les cellules épithéliales, témoignant d'un actif mouvement de croissance.

Chez les mâles, les testicules sont turgides et peuplés d'éléments normaux; les dégénérescences n'y sont pas plus abondantes que chez les individus normaux.

2. *Adultes jeunes.* — Tout s'y présente en gros comme chez les larves, mais l'évolution générale des gonades est plus avancée. Les ovaires, toutefois, n'évoluent qu'avec une extrême lenteur (caractère spécifique); aussi ne voit-on que peu de figures de division parmi les cellules épithéliales. Les testicules sont quelquefois tout à fait normaux. D'autres fois on y rencontre, avec des dégénérescences relativement rares, de très nombreuses anomalies ou des images indiquant un état pathologique très accusé : colonies de gros auxocytes perdues au milieu des faisceaux de spermies mûres, groupes d'auxocytes dans des cystes de spermatides, mélange désordonné des figures de division les plus disparates, colonies de gros éléments très gonflés, à structure obsolète, représentant probablement des spermatocytes I à la diacinèse, que l'on trouve rejetées parmi les faisceaux de spermies adultes.

3. *Adultes ayant passé l'hiver.* — Presque tous les mâles qui ont pu être capturés au commencement du printemps (une dizaine seulement) avaient le médiintestin encombré de grégarines. Macroscopiquement, les testicules étaient très rapetissés, surtout dans la région apicale. Microscopiquement, leur contenu ne montrait qu'un reliquat désordonné de spermies adultes et d'éléments en dégénérescence ou anormaux, souvent impossibles à identifier, englobant çà et là quelques colonies de spermatocytes relativement bien conservés. La vésicule séminale était remplie de sperme normal et une copula a été observée.

Les femelles étaient incomparablement plus abondantes que les mâles et presque toutes avaient des grégarines. Sur le nombre il s'en est trouvé de malingres dont les ovaires étaient dans un état de visible dépérissement, à chambres très petites, d'un aspect hyalin très anormal. Chez la plupart, toutefois, les ovaires contenaient des œufs mûrs ou des corps jaunes, indice d'une ponte récente, et dans ce cas il existait dans chaque ovariole (ceux de l'extrémité antérieure de la trompe exceptés) un œuf de remplacement en voie de croissance rapide, témoignant d'une reprise de l'ovogénèse.

Nous nous trouvons ainsi en présence de résultats difficiles à concilier avec ce qui a été dit plus haut de la résistivité relative des deux sortes de gonades. Il semblerait en effet qu'ici les testicules ont subi une castration parasitaire prononcée à laquelle les ovaires ont au contraire échappé.

Mais, pour apprécier exactement la part du parasitisme dans le délabrement des testicules, il faudrait connaître auparavant celle qui peut revenir à la sénilité. Les mâles dont il s'agit étaient, semble-t-il, les derniers représentants d'une génération qui, après avoir passé l'hiver, était en train de disparaître. Quant aux femelles, leur abondance même et l'état de prospérité de leurs organes reproducteurs montrent qu'elles ne devaient céder la place aux nouvelles générations que plus tard, après une ou plusieurs pontes [1].

Quelques rapides explorations de forficules gardées en captivité montrent que les dégâts subis par les gonades s'accentuent très vite lorsque l'insuffisance du régime se superpose à l'action des parasites.

Tout cet ensemble d'indications incline à faire admettre en gros que l'influence des protozoaires intestinaux est très bien supportée par les forficules. Il serait sans doute inexact de la tenir pour nulle, mais elle est faible; il semble qu'elle consiste principalement à accentuer l'action nocive des autres causes d'épuisement, telles que la sénilité ou la captivité [2].

---

[1] La longévité plus grande des femelles est à rapprocher du fait qu'elles n'arrivent que tardivement à la maturité sexuelle; leurs ovaires sont très peu développés à la dernière transformation et n'évoluent à partir de là que très lentement, tandis que chez les mâles on trouve des spermies mûres avant la dernière mue.

[2] Voir à l'appendice les remarques complémentaires concernant la forficule.

D. Étude cytologique de la castration parasitaire indirecte chez le mâle de « Forficula auricularia » parasité par un Mermithide et par la larve de « Bigonichæta setipennis ».

a. Forme atrophique de la castration.

Les forficules mâles parasitées exclusivement par un *Mermis*, ou simultanément par ce nématode et une larve encore peu épuisante de *Bigonichæta*, constituent un matériel assez favorable pour l'étude des effets ménagés de la castration. Les coupes ici utilisées sont principalement empruntées à un exemplaire capturé en août dans ces dernières conditions.

Un premier coup d'œil sur ces coupes fournit d'abord ce renseignement qu'il s'agit de testicules à peine ou pas du tout réduits dans leurs dimensions générales, et fonctionnels : toute la moitié basale y est occupée par des faisceaux de spermies prêtes à descendre; cependant il n'y en a pas dans le canal déférent, d'où l'on peut conclure que le fonctionnement n'était pas très actif. Dans la moitié apicale, les éléments se succèdent suivant l'ordre ordinaire sans offrir, pour le très grand nombre, rien d'insolite; mais par places on remarque des altérations ou des anomalies trop abondantes pour qu'il ne soit pas tout naturel de les imputer, au moins en partie, au parasitisme. En partie seulement, car il est juste de noter que les gonades d'autres individus parasités par un *Mermis* ont été trouvées normales, et que par contre des altérations très comparables à celles dont il s'agit ici ne sont pas très rares chez des forficules non parasitées.

Ces altérations peuvent appartenir à une triple catégorie : dégénérescences isolées ou peu généralisées, anomalies évolutives, retard évolutif.

α. *Dégénérescences.*

1. Les plus fréquentes comme les plus aisées à remarquer portent sur des éléments au repos, surtout sur des spermatogonies II et des spermatocytes I en voie d'accroissement. Elles se signalent par tout un ensemble de caractères d'ailleurs variables : oblitération des structures, fusion de parties homogénéisées, isolement dans un vide de rétraction, manière d'agir sur les matières colorantes.

Les cellules atteintes sont rarement disséminées par unités parmi les éléments normaux; le plus souvent elles constituent des ilots hétérogènes creusés de vacuoles et bariolés de restes hyperchromatiques. Parfois ce sont des cystes entiers qui se dépeuplent par dégénérescence; la forme du cyste peut alors se conserver, surtout s'il s'agit de spermatocytes avancés ou de spermatides, mais son contenu se résorbe au point de n'être plus représenté que par un petit nombre d'éléments devenus flottants.

Des dégénérescences peuvent se montrer à toutes les profondeurs, surtout parmi les spermatocytes jeunes; pourtant on les rencontre de préférence dans la région axiale des cæcums testiculaires. On remarque même que, sur tout un tronçon assez étendu en longueur. les éléments sont atteints, bien qu'ils se trouvent à des stades divers et que, si les phénomènes étaient allés jusqu'à la résorption complète, comme dans le cas des cystes tout à l'heure mentionnés, il aurait apparu dans le testicule une lumière longitudinale circonscrite pas des cystes irrégulièrement érodés. Sans insister sur le caractère irradiant de ces phénomènes pathologiques, caractère que nous retrouverons plus loin, notons que leur tendance à se localiser dans les parties profondes d'un organe massif comme la gonade mâle indique bien qu'ils doivent être rattachés immédiatement à une insuffisance nutritive : les éléments profonds ne reçoivent, en fait de matériaux utiles, que les restes des éléments périphériques et, dans le cas d'un appauvrissement général, ces restes tendent à devenir insuffisants.

Chez les spermatogonies jeunes, les premières phases de la dégénérescence se succèdent parfois avec une certaine régularité, et les images qui leur correspondent peuvent être considérées comme assez caractéristiques, FIG. **12**$_t$.



FIG. **12**$_t$ Spermatogonies jeunes en dégénérescence chez *F. auricularia*. — Gr. : apochr. 2 × 12.

A gauche, après deux spermatogonies normales et un noyau cystique, trois noyaux à condensation unilatérale des chromosomes; à droite, contraction en boule de la cupule chromatique précédente et rétraction générale du cytoplasme portant sur des cellules isolées ou groupées.

A l'état normal, le noyau de ces éléments a la forme d'une vésicule claire où les chromosomes sont individualisés sous la forme de blocs relégués à la

périphérie; leur corps cytoplasmique a une structure fine et s'applique intimement contre les éléments voisins, d'ordinaire sans limites discernables. Les premiers indices de maladie se montrent dans le noyau. Les chromosomes s'y réunissent en un corps homogène ayant la forme d'une lentille convexe-concave, s'appliquant exactement par sa face convexe contre la membrane nucléaire et se montrant de profil comme un croissant. Une sphérule complémentaire existe souvent contre la face concave. L'orientation du croissant est quelconque, sa colorabilité est celle de la chromatine (¹). Il semble, à en juger par la fréquence des images qui lui correspondent, qu'il se maintienne assez longtemps.

La condensation du cytoplasme marque une phase ultérieure de la dégénérescence : un vide de rétraction apparaît entre le contour polygonal qui correspond aux limites anciennes de la cellule et son contour arrondi actuel. La teinte devient plus sombre. Souvent, deux ou plus de deux éléments sont soudés en un tout, à l'intérieur d'une même auréole.

A partir de là les apparences dégénératives s'accentuent et se diversifient. Ordinairement la masse lenticulaire devient globuleuse, tout en demeurant périphérique par rapport à la vésicule du noyau, perd sa colorabilité et se creuse d'une grande vacuole, si bien que l'élément ou, si l'on veut, son cadavre (²), se montre comme un simple amas de substance grise (dans les HEIDENHAIN), où l'on distingue une cavité correspondant à l'ancienne vésicule nucléaire et, intérieurement à cette cavité, une masse globuleuse plus petite, souvent excentrique, qui dérive du corps chromosomique et est aussi, généralement, vacuolisée.

Un peu plus tard toute distinction disparaît entre les parties d'origine nucléaire et celles d'origine cytoplasmique et le tout se résorbe progressivement.

Une variante de ce type de dégénérescence consiste en ce que les masses chromatiques, au lieu de se condenser au début en un corps lenti-

(¹) ZWEIGER (06*b*) a signalé l'existence çà et là, dans la région germinale des testicules normaux, des cellules où l'état de la chromatine, qui est assemblée périphériquement, semble indiquer des dégénérescences : « Das Chromatin dieser Zellen liegt an einer Stelle der Kernperipherie » (op. cit., p. 6). La fig. 8, à laquelle l'auteur se réfère, montre qu'il s'agit bien du type de dégénérescence ci-dessus décrit.

(²) Il serait sans doute difficile de décider si des images de cette nature se rapportent à des états *nécrobiotiques* (de la cellule malade) ou à des états *nécrotiques* (de la cellule morte) au sens défini par KLEBS et ISRAËL (1889 et 1895, cités d'après BOUIN, 97).

culaire, forment à la périphérie du noyau une zone continue, qui se dégrade irrégulièrement vers l'intérieur ([1]).

Chez les éléments plus avancés, et tout particulièrement chez les spermatocytes au stade *leptonema* (Grégoire), l'élément chromatique tout entier, chromatine et substratum, se condense de bonne heure en une boule homogène qui semble auréolée de blanc, tant que la vésicule nucléaire demeure distincte. Le cytoplasme se condense, en dehors de l'auréole, en une zone peu épaisse. L'ensemble ainsi constitué subit des modifications diverses (fusion de parties hétérogènes, apparition de vacuoles bulleuses ou d'enclaves hyperchromatiques) et se résorbe lentement.

2. La dégénérescence peut saisir les éléments en plein mouvement caryocinétique, cette circonstance se rattachant peut-être à une aggravation particulièrement soudaine des emprunts parasitiques. Ce sont, comme il fallait s'y attendre, les stades les plus persistants de la caryocinèse qui offrent des exemples d'altération pathologique : les métaphases spermatogoniales, les diacinèses, les métaphases spermatocytaires.

Une circonstance caractéristique, commune aux divers cas observés, c'est que les chromosomes malades perdent leur forme spécifique et se portent les uns sur les autres en donnant lieu à un amas irrégulier. Le processus est particulièrement remarquable dans les figures diacinétiques, où la forme de départ est celle d'anses sensiblement allongées, éparses dans la cavité nucléaire : ces anses se ramassent sur elles-mêmes, comme si la figure métaphasique allait se constituer, seulement la membrane ne disparaît pas, le fuseau ne se constitue pas et les chromosomes se portent simplement les uns sur les autres en formant un amas où ils deviennent bientôt indistincts. Les phases ultérieures n'ont pas été suivies.

β *Anomalies évolutives*

A côté des dégénérescences, qui témoignent d'un fléchissement dans la résistance des éléments paternels à l'épuisement parasitaire, on rencontre de fréquentes anomalies évolutives, dans lesquelles on pourrait voir comme des indices d'une déviation pathologique des actions internes qui règlent les processus spermatogénétiques.

([1]) Bouin (97) a déjà signalé chez les vertébrés un genre d'altération nucléaire très analogue, consistant en ce que la région chromatique se fusionne en boules susceptibles de « se rassembler à la face interne de la membrane nucléaire sous la forme d'un revêtement continu » (op. cit., p. 120)

Quelques-uns de ces phénomènes sont nettement caractérisés comme anomalies : tels ceux qui ont rapport à l'apparition et à l'évolution d'éléments géants; d'autres demeurent douteux tant qu'une connaissance plus complète de la spermatogénèse de l'espèce ne permettra pas un triage justifié du normal et de l'anormal : c'est tout ce qui a trait à la variabilité chromosomique.

1. Variabilité chromosomique (?). — Il semble que, chez *Forficula auricularia*, le nombre et la manière d'être des chromosomes, aux cinèses maturatives, présentent de remarquables fluctuations, à l'état normal. Sans remonter aux premiers observateurs qui déjà étaient en désaccord à cet égard (CARNOY, 1885, v. LA VALETTE, 1887), les derniers biologistes qui se sont occupés de déterminer le nombre haploïdique chez cette espèce sont arrivés à des résultats différents :



FIG. 13*t*. Groupe de spermatocytes II en métaphase, montrant la variabilité numérique des chromosomes — Gross. : apochr. 2 × 12. *A*, *B*, *C*, trois plaques équatoriales normales, respectivement de 13, 12, 11 chromosomes dont un, *g*, plus grand ; — *D*, plaque double de 25 chromosomes, où *g* est répété; — *I*, intercinèse; — *cm*, condensation mitochondrienne.

DE SINÉTY (01) a trouvé 12 pour les spermatocytes I et II indifféremment;

ZWEIGER (06_a, 06_b) 12 (sans chromosome accessoire), 13 (un accessoire compris), 14 (deux accessoires compris) pour les spermatocytes I et II indifféremment ;

STEVENS (10) 12 pour les spermatocytes I, ordinairement 12 et exceptionnellement 11 ou 13 (la différence tenant au sort particulier d'un petit hétérochromosome) pour les spermatocytes II.

Les résultats fournis par le matériel parasité ici étudié peuvent se résumer dans le tableau suivant :

métaphase I, toutes les gonades étudiées	:	13 chrom. [exceptionnellement 14 (?)];
métaphase II, plusieurs gonades	:	13
une gonade	:	12
une autre gonade	:	13, 12, 11 dans le même cyste, FIG. 13*t*.

Le parasitisme est-il impliqué dans cette variabilité? Cela paraîtra sans doute assez improbable; il n'y a pas lieu d'y insister.

La comparaison avec le matériel normal des mêmes localités qui ont fourni le matériel parasité sera faite dans un travail ultérieur, où l'on tiendra compte des différences individuelles entre les unités chromosomiques.

2. Eléments géants. — On a signalé dans la spermatogénèse des hexapodes diverses catégories d'éléments qui peuvent être compris sous cette dénomination générale.

1° C'est en premier lieu une variété proprement physiologique découverte par Montgomery (98) dans divers hémiptères du genre *Euschistus* et dont les caractères ont été récemment précisés par le regretté cytologiste (10). Chez ces espèces, une dimégalie spermienne régulière se montre déjà dans les spermatocytes I (toutes les spermatogonies sont de même taille), et se maintient jusqu'à la spermie inclusivement. Sur six follicules testiculaires, deux sont peuplés d'éléments beaucoup plus grands que les autres [1]. La dimégalie est particulièrement remarquable dans la tête des spermies définitives. Les différences sont volumétriques; elles tiennent aux quantités respectives de caryolymphe, de linine, de cytoplasme et de matériel mitochondrien qui relèvent directement de la nutrition et sont dues aux cellules nourricières (cellules de cyste). La constitution de l'appareil chromosomique et son évolution à travers toutes les phases de la maturation et de la transformation n'y sont pas intéressées.

Munson (06) a décrit chez un lépidoptère *(Papilio rutulus)* des faits analogues, dans ce sens du moins qu'il s'agit encore d'une dimégalie spermienne non pathologique. Ici seulement la différence de taille s'accuse déjà dans les spermatogonies et semble, par contre, disparaître durant la période de transformation, les spermies définitives se montrant toutes pareilles.

Une polymégalie ainsi entendue est étrangère à notre question.

2° Des éléments géants et tout spécialement des spermatides géantes, de nature bien manifestement tératologique, mais susceptibles d'évolution ultérieure, ont été signalés surtout chez les hémiptères (Henking, 94, *Pyrrhocoris;* Wilcox, 95, *Cicada;* Paulmier, 99, *Anasa;* Gross, 04, *Syromastes).* Ils ont été interprétés généralement comme des dérivés directs de la

[1] Dans le dernier travail rappelé, Montgomery distingue même chez *Euschistus* sp. un follicule très distinct de tous les autres par la petitesse de ses éléments : il y a trimégalie.

spermatogonie par suppression des deux divisions maturatives (les plus grands, équivalents à quatre spermatides ordinaires), ou comme des dérivés du spermatocyte II par suppression de la dernière division (les plus petits). L'interprétation, qui paraissait hardie au début [1], a été confirmée successivement et les figures publiées à l'appui par PAULMIER ont pris rang parmi les données classiques de la spermatogénèse.

Pas plus que la précédente, cette forme d'éléments géants n'a été rencontrée dans les forficules étudiées.

3° Une autre, d'un caractère plus irrégulier et incompatible avec une évolution poursuivie jusqu'à la spermie définitive, consiste dans des syncytiums plus ou moins complexes résultant de fusions pathologiques. Un assez grand nombre de travaux relatifs à la spermatogénèse des hexapodes en mentionnent des exemples (MONTGOMERY, 98, *Euschistus* [syncytiums spermatocytiques]; VOINOV, 03, *Cybister* [fusion dégénérative de spermatocytes aboutissant à une résorption]; PANTEL et DE SINÉTY, 06, *Notonecta* [fusions de spermatocytes et de spermatides]) [2]. Les fusions peuvent porter sur des cellules quiescentes ou sur des cellules en voie de cinèse, ou du moins la caryocinèse peut survenir les complexes une fois formés; les figures, dans ce cas, sont irrégulières, le plus souvent pluripolaires, s'il s'agit des métaphases.

Des syncytiums de cette nature sont abondants dans les gonades atrophiques des forficules parasitées. Plusieurs figures tri- ou quadripolaires paraissent assez régulières. On pourrait les interpréter comme le résultat de fusions récentes survenues de manière à déterminer tantôt un simple rapprochement, tantôt une véritable coalescence des corpuscules centraux.

L'existence de telles fusions, chez des insectes que l'on ne peut envisa-

---

(1) « I am not aware that any one hitherto has suggested that the giant spermatozoa arise directly from spermatogonia, and *a priori* it seems, I admit, quite improbable; yet my *Cicada* preparations point very strongly to this conclusion » (WILCOX, 95, p. 9).

(2) MUNSON (06) mentionne chez *Papilio* : 1° des spermatogonies plurinucléées qu'il considère comme dérivées de mitoses inachevées; 2° des spermatocytes bi- ou trinucléés, à noyaux d'apparence normale, qui sont des éléments ordinaires à corps cytoplasmique non individualisé par suite d'un retard dans la plasmodiérèse; 3° des spermatides accidentellement binucléées. A propos de la figure 124, relative à ce dernier cas, l'auteur émet l'idée assez surprenante que l'un des noyaux pourrait n'être qu'un centrosome très accru : « It is not absolutely certain that one of the two bodies is not an enlarged centrosome » (op. cit., p. 89). Ne serait-il pas plutôt indiqué de chercher dans une autre direction, d'examiner p. ex. si les noyaux multiples, plus petits individuellement que le noyau normal, ne répondraient pas à de simples caryomérites individualisés en micronoyaux, comme dans le cas de *Notonecta* (PANTEL et DE SINÉTY, 06, fig. 162)?

ger que comme affaiblis, n'est pas favorable à l'idée émise par Montgomery (98), que les syncytiums seraient amenés par une surnutrition.

4° Il existe enfin des éléments géants résultant de fusions que l'on peut appeler, par opposition aux précédentes, physiologiques, parce qu'elles ne paraissent pas exclure l'évolution ultérieure. Voinov (03) avait déjà signalé ce genre d'anomalie chez *Cybister*, mais c'est chez *Forficula* qu'il semble se présenter surtout fréquemment, d'après les données de Zweiger (06_a, 06_b), aussi bien que d'après le matériel ici étudié.

Zweiger a trouvé deux spermatocytes offrant à la plaque équatoriale respectivement 24 et 26 chromosomes, au lieu de 12 et 13. La figure de 24 éléments était simple; celle de 26 formée de deux groupes de 13, bien distincts. L'auteur s'appuie avec raison sur cette dernière circonstance pour interpréter l'une et l'autre image comme des fusions inégalement complètes de deux noyaux ordinaires. Il admet que le complexe est susceptible d'évoluer et conduit à des spermies définitives de 24 et 26 chromosomes. La spermatide correspondante, qu'il a identifiée, contient 4 centrosomes et 4 filaments axiles, ceux-ci finissant par se réunir en un seul.

Les forficules parasitées permettent d'ajouter quelques données à celles de Zweiger.

Des plaques anomales rappelant celles de cet observateur ont été rencontrées en assez grand nombre aux métaphases I et II. La numération de leurs éléments a fourni, lorsqu'elle a été possible, les chiffres 26, fig. 14_t, *D*, et 25, fig. 13_t, *D*, le premier supposant l'association de deux noyaux pareils, comme dans les cas signalés par Zweiger, le second celle de deux noyaux non pareils, à 13 et à 12 chromosomes, ou tout au moins l'élimination d'un allosome [1].



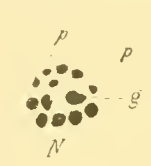


Fig. 14_t. Une plaque équatoriale double, *D*, et une plaque normale, *N*, dans une même colonie de spermatocytes I, chez *F. auricularia*. — Gross. : Apochr. 2 × 12.

g, le grand chromosome; — *p*, les petits.

Les figures ne frappent l'attention que par leurs dimensions insolites, 12 μ au lieu de 6, et par leur richesse en chromosomes.

On pourrait se demander, en voyant reparaître dans ces figures le nombre diploïdique de l'espèce, si on n'aurait pas affaire simplement à des

[1] Dans le cas d'une métaphase II (fig. 13_t) il est possible que le noyau actuellement en cinèse n'ait reçu à l'anaphase précédente que 25 chromosomes, par suite p. ex. de la non-division d'un allosome.

spermatogonies qui feraient très en retard leur dernière division en donnant d'emblée et sans réduction des spermatides géantes, comme dans les cas signalés p. ex. par WILCOX chez *Cicada*, ou par PAULMIER chez *Anasa*. L'idée serait déjà difficilement acceptable, il est vrai, en raison du duplicisme vu par ZWEIGER, mais d'autres détails encore indiquent bien qu'il s'agit de figures spermatocytiques.

En vue polaire, les chromosomes sont parfaitement indépendants entre eux et de forme arrondie, comme dans les spermatocytes, non reliés ni anguleux comme dans les spermatogonies. Comparés les uns aux autres, dans la même figure, ils montrent les mêmes différences de grandeur que ceux des spermatocytes normaux du même cyste, seulement à chaque chromosome de ceux-ci correspondent deux chromosomes exactement pareils de la figure anomale : les plaques typiques comprenant 1 chromosome notablement plus grand que les autres, 4 petits, 8 moyens, les plaques anomales en ont 2 grands, 8 petits, 15 ou 16 moyens (un des chromosomes moyens n'est pas doublé, dans la fusion d'un noyau à 13 et d'un noyau à 12) [1].

En vue latérale, toute la figure montre une parfaite régularité. Le fuseau est proportionnellement plus court que dans les cellules typiques. Les corpuscules centraux sont grands et font penser à une coalescence deux à deux des corpuscules apportés par les spermatocytes associés. A la métaphase I, les chromosomes se montrent couchés sur les filaments porteurs sous la forme de robustes diplosomes.



FIG. 15*t*. — Un noyau d'auxocyte géant, *D*, et deux noyaux normaux, *N*, de la même colonie, chez *F. auricularia*. — Gr. : apochr. 2 × 12.

m, condensation de matériel mitochondrien, appliquée sur le noyau anomal qui la déborde ; — m_1, la même condensation appliquée contre les noyaux typiques.

Resterait à assigner la date de la fusion. Les préparations qui contiennent les grandes plaques équatoriales montrent aussi quelques spermatocytes I aux stades *leptonema* ou *pachynema*, qui peuvent, vu leurs très grandes dimensions, être considérés comme doubles, FIG. 15*t*, *D*. Leur structure est très sensiblement celle

[1] La classification proposée par ZWEIGER pour les chromosomes de *Forficula* est un peu différente; dans les figures où ils sont au nombre de 13, cet observateur en distingue 3 petits, 1 moyen, 9 grands. Le principal écart de cette distribution par rapport à celle qui est adoptée dans le texte consiste en ce que ZWEIGER ne met pas à part la plus grande de toutes les unités chromosomiques, facile néanmoins à identifier dans toutes les figures.

des éléments normaux de leur cyste, avec seulement plus de variabilité dans le nombre et la manière d'être des corps nucléoliformes qui représentent vraisemblablement les allosomes. Rien ne fait supposer qu'ils ne soient pas appelés à se diviser en même temps que les spermatocytes simples. Mais parmi ces éléments on en trouve chez lesquels le gigantisme est associé à d'autres anomalies : défaut de synchronisme évolutif par rapport aux éléments typiques, morcellement du corps mitochondrien, apparition dans le corps cytoplasmique d'une volumineuse vacuole..., et ceux-ci font plutôt l'impression d'éléments condamnés à succomber.

Il se pourrait donc que des fusions se produisent de bonne heure, les complexes résultants continuant d'évoluer suivant le type ordinaire ou entrant bientôt en dégénérescence, sans doute suivant l'intensité des influences pathogéniques qui ont amené leur formation. Toutefois il semblerait que le plus grand nombre des fusions survienne seulement au voisinage ou à l'époque même des divisions maturatives; c'est l'hypothèse qui cadre le mieux avec la rareté des éléments géants dans les cystes au repos et avec leur fréquence vraiment marquée parmi les spermatides.

Les spermatides géantes peuvent se présenter isolées ou par petits groupes; il s'est même rencontré un cyste dont la population était constituée exclusivement par des spermatides géantes et par quelques spermatocytes attardés, en état de cinèse désordonnée. On voit ainsi reparaître, à propos des simples anomalies évolutives, la tendance à l'irradiation déjà signalée dans les dégénérescences, sur laquelle Bouin (97) a justement insisté dans sa belle étude des processus régressifs chez les vertébrés.

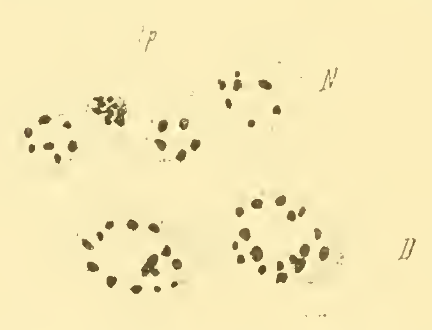


Fig. 16_t. — Groupe de très jeunes spermatides au stade de la détente qui suit le tassement polaire chez *Forficula auricularia*. — Gr. : Apochr 2 × 12.

N, spermatide normale à chromosomes détendus; — *D*, spermatide double, même stade; — *tp*, spermatide normale à chromosomes encore tassés.

En général, les structures répètent assez exactement celles des éléments normaux pour qu'on puisse admettre avec Zweiger une évolution appelée à se poursuivre jusqu'à la spermie. Sont particulièrement remarquables à cet égard les stades jeunes, depuis le tassement polaire jusqu'à la nutation.

La fig. 16_t reproduit un groupe de cellules dont l'une, *tp*, encore au stade du tassement, renseigne sur l'âge de la colonie. Les trois cellules normales de la série transversale supérieure, *N*, possèdent une volumineuse

vésicule nucléaire apparue rapidement, où se sont dispersés sans modifier leur forme les chromosomes sortis du tassement, et qui est environnée plus ou moins complètement d'une zone irrégulière de matériel mitochondrien; deux cellules doubles, *D*, ne diffèrent de ces éléments que par leurs dimensions et le nombre des chromosomes.

La FIG. 17_t est relative à un stade un peu plus avancé, où les chromosomes devenus anguleux se montrent reliés par des trabécules filamenteuses, et où le matériel mitochondrien est ramassé en une ébauche périaxile de forme globuleuse (1). On voit immédiatement que dans le noyau double, *D*, les chromosomes doivent être deux fois aussi nombreux que dans le noyau normal, *N* (ils ne sont pas tous visibles sur le plan de la figure, parce que situés à diverses profondeurs).

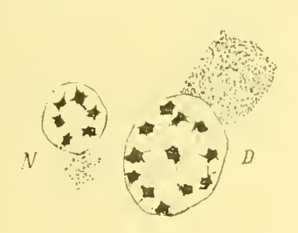


FIG. 17_t — Noyau et ébauche périaxile d'une spermatide géante, *D*, et d'une spermatide normale, *N*, de la même colonie, chez *F. auricularia*. — Gr. : Apochr. 2 × 12.

L'ébauche périaxile (corps mitochondrien) est ordinairement simple, exceptionnellement double; son rapport de grandeur à la formation correspondante des éléments normaux est le même que celui des noyaux (8-14 µ contre 4). Au stade de la nutation, qui suit de très près celui auquel correspond la FIG. 17_t il existe une seule ébauche procéphalique, mais plusieurs blépharoplastes ou corpuscules centraux, donnant naissance à autant de filaments axiles qui, après un court trajet indépendant effectué à la surface de l'ébauche périaxile, forment par coalescence le filament axile définitif (2); parfois deux filaments courent sur deux côtés opposés du corps mitochondrien.

(1) On se serait attendu à voir la forme réticulée du corps chromatique sortir directement du tassement polaire, ainsi qu'il arrive assez généralement; les préparations étudiées ne la montrent que plus tard, peut-être à cause des défectuosités de la technique, peut-être bien aussi parce qu'elle n'existe pas avant. Dans cette hypothèse il faudrait concevoir que les chromosomes se dispersent trop rapidement, dans la vaste vésicule nucléaire de nouvelle formation, pour qu'une partie de leur substance ait le temps d'imprégner les minces filaments achromatiques qui, sans doute, les unissent, cet effet ne se produisant que plus tard, au moment où se modifie la forme générale.

Aux stades jeunes, les chromosomes spermatidiaux sont presque tous périphériques. Dans les spermatides doubles, un petit groupe, formé de chromosomes particulièrement massifs et comprenant peut-être les deux grands éléments dont il a été question plus haut, semblent faire exception et restent intérieurs, FIG. 16_l, D (les deux cellules de la série transversale inférieure), comme si leur masse faisait obstacle aux forces qui tendent à les rejeter à la périphérie.

(2) ZWEIGER a trouvé que dans les spermatides normales le filament axile naît de deux centrosomes accolés, sous la forme de deux filaments distincts qui se soudent bientôt en un seul, et que dans les spermatides géantes il naît pareillement de quatre centrosomes. Dans le matériel parasité ici étudié on reconnaît bien que les spermatides géantes possèdent, avant l'allongement du corps mitochondrien, plusieurs corpuscules blépharogènes, mais il n'a été possible d'en définir avec précision ni le nombre, ni la manière de faire.

γ. *Retard évolutif.*

On peut considérer comme un minimum des troubles atrophiques le simple retard dans les phénomènes évolutifs. Il est probable qu'un trouble de ce genre fait rarement défaut dans les gonades envisagées dans leur ensemble, dès que l'animal héberge un parasite même modérément épuisant, mais il n'est pas nécessairement incompatible avec une apparence normale des éléments et peut passer inaperçu; il devient manifeste dans quelques cas où il affecte spécialement certains cystes ou certaines parties de cystes.

1. Tandis que les gonades normales montrent une succession très régulière des stades évolutifs, les gonades affaiblies par le parasitisme contiennent souvent des colonies arrêtées à un stade jeune, dans une région où les colonies contemporaines ont continué d'évoluer. Des colonies spermatogoniales ou des cystes de spermatocytes I très jeunes se remarquent ainsi parmi des cystes avancés, où la première division maturative est imminente; des spermatocytes au stade *pachynema* se voient de même en pleine région spermatidienne.

2. Des phénomènes analogues, mais plus frappants encore en raison du synchronisme en quelque sorte mathématique qui règle l'évolution normale, se remarquent parmi les unités d'un même cyste. On trouve ensemble, dans la même enveloppe cystique : 1° les stades pachytène et diacinétique; 2° la diacinèse, la métaphase I et la télophase II; 3° l'intercinèse (Grégoire) [1], la métaphase II et une des phases de la spermatide; 4° la métaphase I et une des phases de la spermatide; 5° la métaphase II, la télophase correspondante et le stade à chromosomes détendus de la spermatide. Un retard plus marqué encore, observé une seule fois, concerne un groupe de spermatocytes I au stade *pachynema*, perdu dans un cyste de spermatides déjà parvenues au voisinage de la nutation.

b. Forme nécrotique de la castration, à dégénérescences rapides et tendant à se généraliser.

α. *Remarques générales.*

Le matériel d'étude est emprunté à des forficules adultes capturées en août, qui hébergeaient une larve III de *Bigonichæta* parvenue à sa phase de métabolisme intense et prête à abandonner son hôte.

---

(1) L'intercinèse compo:te ici une reconstitution du noyau, ainsi qu'il a été reconnu par Zweiger; les chromosomes, toutefois, demeurent très distincts et conservent leur forme ramassée, Fig 13*l*, I.

Macroscopiquement, les deux gonades sont dans un état de dépérissement extrême, très rapetissées, affaissées et chiffonnées, bien qu'elles ne soient pas directement lésées. Cet état de choses a dû survenir d'ailleurs avec une grande rapidité, à en juger par l'aspect à peu près normal des mêmes organes chez des forficules hébergeant une larve à peine plus jeune, sur le point d'entrer dans sa période de voracité.

Quelques circonstances observées dans le traitement des pièces indiqueraient déjà que le matériel est dans un état pathologique prononcé. Les coupes se font assez difficilement. Après fixation au Flemming et coloration à l'hématoxyline ferrique il est nécessaire d'insister beaucoup sur le différenciateur pour amener les éléments sexuels à une décoloration convenable.

A l'observation, on reconnaît que chaque testicule est réduit à l'état d'un double sac en grande partie vidé, dont la cavité n'est plus occupée que par un résidu hétérogène où, à côté des images normales et parmi elles, abondent les dégénérescences et les anomalies. Il y a, surtout par places, un mélange désordonné des stades spermatogénétiques les plus divers. Dans la région basale, existent des faisceaux embrouillés de spermies adultes, au milieu desquels flottent des cellules sexuelles et des cellules ou des noyaux cystiques devenus libres. Des amas de spermies enchevêtrées et crépues existent aussi dans le canal déférent.

L'idée qui se dégage de ce coup d'œil général est la suivante. Tant que le parasite a peu consommé, la gonade s'est maintenue dans un simple état de débilitation atrophique qui n'excluait pas tout fonctionnement, comme le prouve l'abondance des spermies encore présentes dans le canal évacuateur. Lorsque les emprunts parasitaires sont devenus brusquement plus lourds, les cellules, subitement rationnées, ont succombé en nombre ou ont été mises dans un état de réaction nécrobiotique manifesté par les anomalies, un petit nombre se maintenant néanmoins dans une condition d'intégrité au moins temporaire. Les cellules de cyste n'ayant pas échappé à la dégénérescence et à la résorption, les barrières qui isolaient les colonies se sont trouvées rompues et les éléments les plus divers, devenus flottants, ont pu rouler passivement les uns sur les autres sous l'action des pressions extérieures.

Entrons dans quelques détails au sujet des cellules sexuelles et des cellules de cyste envisagées séparément.

β. *Données sur les cellules sexuelles.*

1. Dans la région des spermatogonies les résorptions ont été nombreuses, car l'ensemble du contenu testiculaire s'y trouve réduit en quantité et isolé de l'enveloppe générale par de larges espaces vides. Malgré cela ce contenu offre une certaine apparence de bonne conservation, tenant en partie à ce qu'il est moins désagrégé que celui des zones à éléments plus avancés.

La FIG. **53** en reproduit une partie. On est assez surpris d'y remarquer un groupe de spermatogonies en pleine métaphase à côté de spermatogonies quiescentes fusionnées en complexes encore peu altérés (syncytium trinucléé du haut de la figure), ou en état manifeste de réaction dégénérative (groupe binucléé à gauche, trinucléé à droite). Le fond général est formé de spermatogonies dont le noyau parait normal, mais dont les limites somatiques sont indistinctes. Faut-il voir dans cette circonstance un premier degré de fusion généralisée, qui rendrait compte de la cohérence observée dans le contenu résiduel? Peut-être; il faut pourtant, pour réduire cette indication à sa juste valeur, tenir compte du fait que même normalement les limites spermatogoniales ne sont pas toujours visibles. Ajoutons encore que parmi les noyaux d'aspect normal beaucoup d'autres sont en état de dégénérescence plus ou moins avancée (un cas visible en haut et à droite de la figure), ou réduits à l'état de restes pycnotiques, isolés dans un vide de rétraction (un cas au-dessus du complexe binucléé).

2. C'est dans les zones d'accroissement, de maturation et de transformation que la nécrose en masse et la résorption totale consécutive se sont surtout produites, à en juger par la faible importance du contenu testiculaire [1]. Quelques particularités cytologiques sont à mentionner au sujet de ce contenu.

La dissociation des éléments y est très grande : ils sont pour la plupart libres ou fortuitement amenés en contact, mais non soudés ou à peine soudés, FIG. **49-51**. Par exception, lorsque des fusions syncytiales se sont produites, on trouve des résidus de cystes où les deux facteurs de constitution, cellules sexuelles et cellules cystiques, se sont maintenus dans leurs rapports habituels, FIG. **46, 47**.

(1) On ne peut donc pas accepter dans toute sa généralité l'affirmation de WILCOX (95) que les dégénérescences ne frappent que les spermatogonies et que la cellule paternelle, une fois franchi ce stade plus périlleux, poursuit son évolution jusqu'au bout.

Toutes les cellules devenues libres ont pris la forme globuleuse. Pour la plupart, notamment pour les spermatocytes, qui sont isodiamétraux et ne sont devenus polyédriques que par compression, il n'y a là qu'un retour à la forme typique. Pour les spermatides déjà allongées, le changement est plus remarquable et montre que la désagrégation a fait disparaître les déterminants internes (que l'on peut, faute de mieux, appeler tropismes) de la polarisation et de l'allongement. C'est d'ailleurs ce qui a pu être constaté directement sur les spermatides normales de *Notonecta* (PANTEL et DE SINÉTY, 06). On retrouve dans les gonades en état de castration des forficules des formes rappelant la fig. 110 du travail cité, où l'ébauche périaxile, déjà fort longue, est enroulée en hélice auprès du noyau. Toutefois, cette rétraction de la spermatide ne se produit plus ou demeure incomplète lorsque sa longueur est par trop considérable; les prolongements caudaux s'enchevêtrent alors en un ramas désordonné où l'on reconnaît çà et là quelques parties plus caractéristiques : tête où tronçon de queue à un stade plus aisé à identifier, mais où il est impossible de suivre longtemps un même élément.

La mise en liberté amène le mélange. La FIG. 49 montre des spermatocytes en division accolés à des auxocytes; le groupe reproduit FIG. 51 est un pêle-mêle d'auxocytes sains ou malades (cellules à noyau pachytène ou à noyau indistinct), d'un spermatocyte en division (en bas), de spermatides (la cellule marquée *spd* et celle à noyau petit qui est à gauche de la cellule en division), des spermies achevées (tronçon de faisceau filamenteux, à droite), d'un complexe résiduel en voie de résorption, de contour arrondi et de contenu bariolé (à gauche de la cellule *spd)*. Des deux spermatides présentes une seule montre une ébauche périaxile claire, zonée, sans limite propre bien distincte.

La mise en liberté n'est pas immédiatement fatale aux éléments. Les structures se montrent d'une correction parfaite dans un très grand nombre d'auxocytes. Il est aisé, en général, d'identifier ces éléments au moyen de ces structures et en tenant compte de la manière un peu différente dont ils doivent nécessairement se présenter à l'observation, en se souvenant notamment que la condensation mitochondrienne disparaîtra aisément dans une coupe optique si elle est située au-dessus ou au-dessous du noyau, tandis qu'elle demeure visible si elle est située dans le plan de l'image; les deux cellules *a* de la FIG. 50 se rapportent respectivement à ces deux conditions différentes.

On pourrait être porté à croire que les éléments surpris par la crise

des gros emprunts en pleine période d'activité cinétique doivent être particulièrement labiles, succomber les premiers ou ne montrer, s'ils résistent et deviennent libres, que des formes irrégulières. Il n'en est rien. Les spermatocytes en division sont proportionnellement aussi fréquents dans le contenu résiduel des follicules en état de castration que dans les gonades normales, et leur rétraction en cellules globuleuses n'y altère pas nécessairement la figure caryocinétique, FIG. 49, 51.

Toutefois, au milieu des éléments relativement réguliers et sains, on en rencontre beaucoup d'anomaux et de nécrosés.

Parmi les anomalies, sont à mentionner avant tout les éléments géants dont il a été question à propos de la forme atrophique de la castration. La FIG. 50, *b* et la FIG. 48 en reproduisent, sous deux grossissements différents, la forme auxocyte, stade *pachynema* (¹). Les dimensions linéaires du corps cellulaire, du noyau et de la condensation mitochondrienne y sont à peu près doublées par rapport à celles de l'élément normal. Le noyau est nettement excavé du côté du corps mitochondrien; pour certaines mises au point on dirait de deux noyaux incomplètement fusionnés; pourtant une mise au point suffisamment profonde fait voir les anses passant sans discontinuité d'une moitié à l'autre, ainsi qu'on a cherché à le rendre dans le dessin. La FIG. 49 montre en haut, au grossissement de la FIG. 50, la métaphase correspondante; elle est vue obliquement, mais ses dimensions sont bien celles de la cellule géante et le nombre des chromosomes, bien qu'il ne puisse être évalué avec rigueur, dépasse en tout cas notablement le nombre haploïdique.

Il existe en très grand nombre d'autres formes de fusions cellulaires où le caractère anomal est plus frappant, en raison de la persistance individuelle des noyaux. Il n'est pas rare que deux ou même plus de deux spermatocytes se rétractent en une seule boule. D'autres fois des syncytiums encore plus importants se constituent, surtout aux dépens des auxocytes, et forment dans ce dernier cas des massifs non rétractés. Les FIG. 46, 47, qui reproduisent des parties de ces complexes, permettent de reconnaitre que les structures principales peuvent s'y maintenir même quand les cellules d'enveloppe sont entrées en état de réaction dégénérative; la condensation mitochondrienne, p. ex., y demeure visible sous sa forme typique de calotte épaisse, appliquée unilatéralement contre le noyau.

(¹) La figure reproduit l'aspect qui correspond aux conditions les plus ordinaires de l'observation. Il n'y est pas tenu compte des indices du dédoublement des anses.

Quant aux images relatives aux dégénérescences nécrotiques proprement dites, il serait difficile et assez inutile d'en donner une description qui les comprenne toutes, tant elles sont diversifiées. Ce sont tantôt des restes achromatiques ou hyperchromatiques impossibles à identifier, tantôt des cellules isolées ou associées en groupes, très altérées, mais reconnaissables, tantôt des complexes bariolés à contour généralement arrondi, dont on a deux exemples FIG. 50 et 51.

3. Dans la région basale des cæcums, là où chez l'imago normal on trouve de nombreux faisceaux de spermies complètement achevées, la constitution du contenu résiduel est un peu différente suivant la gravité des dégâts parasitiques. Dans certains cas, les nécroses et les résorptions ont été telles qu'il reste seulement un amas désordonné de spermies crépues et des parties plus ou moins importantes de parois cystiques en désagrégation, celles-ci pouvant n'être représentées que par leurs noyaux, FIG. 52.

D'autres fois un assez grand nombre de colonies spermiennes ont mieux résisté. Elles se montrent dans des attitudes tourmentées et plus ou moins désordonnées, à l'intérieur des cloisons plasmodiales épaisses qui caractérisent les cystes anciens.

En somme, les cellules correspondant aux stades extrêmes de la spermatogénèse, savoir les spermatogonies et les spermies achevées, paraissent résister le mieux à l'affaiblissement parasitaire.

γ. *Données sur les cellules de cyste.*

Deux points surtout demandent à être soulignés dans la réaction des cellules de cyste à l'influence parasitaire : une labilité spéciale aux stades d'accroissement et de maturation, qui explique la mise en liberté des éléments sexuels dans la région moyenne des cæcums, et une résistance plus grande aux dernières phases de la spermiogénèse, qui rend compte de la conservation en place des spermies mûres.

La FIG. 46 fournit, sur le fait et le processus de la dégénérescence, au voisinage des divisions maturatives, quelques renseignements. On peut admettre qu'on a affaire : en *A*, à une portion de cyste comprenant neuf auxocytes fusionnés et un fragment de paroi à un seul noyau cystique; en *B*, à un cyste montrant quatre auxocytes fusionnés et deux noyaux cystiques; en *C*, probablement à un massif de noyaux cystiques correspondant à un des sommets de l'enveloppe, où ils s'accumulent d'ordinaire à la suite des divisions

directes. On est frappé, au premier coup d'œil, du contraste entre les manières d'être des deux sortes d'éléments. Tandis que les auxocytes sont d'aspect normal, à part le fait de la fusion syncytiale, il est visible que les éléments d'enveloppe sont en état de réaction dégénérative. En *A*, l'altération est peu prononcée, mais réelle; la structure n'est plus celle d'un noyau normal. En *B* et *C*, les noyaux sont gonflés, le réseau chromatique normalement si régulier y a fait place à une charpente mal arrêtée dans ses éléments; autour d'eux le cytoplasme est gonflé et creusé de vacuoles qui les repoussent passivement, l'ensemble tendant de ce fait à passer de l'état de membrane à l'état de formation épaisse, spongieuse, état précurseur d'une prochaine désagrégation.

Mais pourquoi, à cette époque, une sensibilité plus grande à l'influence parasitaire? La question n'est pas de celles qui peuvent se résoudre par la simple étude des images. Rappelons pourtant une donnée de l'évolution normale qui pourrait prendre ici une certaine importance. A l'époque dont il s'agit, l'enveloppe cystique a subi, du fait de l'accroissement des auxocytes, une énorme distension, et les noyaux y sont encore peu multipliés; il se pourrait que cette double circonstance rendit les échanges nutritifs temporairement moins réguliers.

Pourquoi, au contraire, une plus grande résistivité aux époques ultérieures? L'enveloppe du cyste est alors devenue une membrane plasmodiale multinucléée, aux divers points de laquelle les mouvements métaboliques peuvent être considérés comme se passant dans la sphère d'action d'un noyau suffisamment voisin. Les inconvénients de la distension mécanique ont été compensés par la multiplication acinétique des noyaux et la régularisation consécutive des échanges nutritifs.

De toutes façons, l'évolution du complexe plasmodial, dont l'existence est limitée normalement à la libération des spermies mûres, s'accélère sensiblement sous l'influence de l'épuisement parasitaire. Les images comme celle qui est reproduite FIG. 52, où l'on voit des noyaux cystiques devenus libres parmi les spermies, se montrent beaucoup plus tôt et beaucoup plus fréquemment dans les gonades en castration que dans les gonades normales. Qu'ils soient dans cet état ou encore entourés d'un reste de cytoplasme en voie de désagrégation et de résorption, ces noyaux n'ont plus qu'une structure dégradée et montrent de fréquents indices de fragmentation. Leurs réactions chromatiques sont celles des noyaux en dégénérescence.

E. Étude cytologique de la castration parasitaire indirecte chez « Bombus terrestris » reine hébergeant des « Sphærularia ».

a. Remarques générales.

C'est vers le milieu d'octobre que SCHNEIDER (85*b*) a réalisé l'infection expérimentale. Il se félicite d'avoir résolu par là le problème biologique dont il s'occupait depuis vingt ans et croit pouvoir fixer vers cette époque de l'année l'infection naturelle. LEUCKART (85) la place un peu plus tard, au commencement du sommeil hivernal.

A Gemert, des individus sphérularisés volent çà et là de fin février à mi-juin, d'abord en compagnie de reines normales de même âge, et à la fin avec de grosses femelles pondeuses ou des ouvrières stériles de l'année. Quelquefois, pas toujours, il existe une période où, suivant la remarque de SCHNEIDER (85*b*, p. 247), presque toutes les reines que l'on capture dans une station sont parasitées.

Le nombre des sacs bosselés présents chez un *Bombus* a varié de 1 à 17. L'émission des œufs, bientôt suivie de myriades d'anguillules grouillantes, se place en général dans la première moitié de mai.

Quelque variables qu'ils soient dans chaque cas particulier, les dégâts subis par les ovaires du bourdon traversent successivement une phase bénigne et une phase aiguë.

La première, correspondant à une atrophie au premier degré, consiste dans un ralentissement plutôt que dans un arrêt de l'évolution. Les ovarioles d'une reine porteuse de 5-8 *Sphærularia* sont, à la fin d'avril, comparables pour la grandeur et le nombre des chambres individualisées, à ceux des reines normales de fin mars ou même de fin février. Ils continuent toutefois de se développer ; il se peut même que quelques-uns parmi eux contiennent dans leur chambre basale un ovocyte ayant presque les dimensions définitives, au moment où survient la phase aiguë ; c'est souvent le cas lorsqu'il n'existe qu'un *Sphærularia*. Durant cette phase, l'étude microscopique ne révèle en général aucune structure insolite; seulement les figures de division, qui d'ordinaire sont communes dans l'épithélium choriogène, au moment où l'ovocyte commence à s'allonger, sont absentes ou très rares.

La phase aiguë survient assez brusquement, comme sur un signal donné par la maturation rapide d'un grand nombre d'œufs de *Sphærularia* et le développement correspondant des anguillules ; quelques indices et le rapprochement avec d'autres cas de castration montrent néanmoins qu'elle finirait à la longue par se montrer, alors même que les anguillules ne se développeraient pas.



FIG. 18_t. — Un ovariole de *Bombus* sphérularisé devenu parallèle et fortement raccourci par suite de la destruction complète des ovocytes et des cellules nourricières dans toutes les chambres individualisées. — Gross. : 56.

a, enveloppe péritonéale vue superficiellement en *b* par suite d'une inflexion de l'ovariole ; — *c*, amas résiduel dérivé des cellules épithéliales, circonscrit par une pellicule très colorable dérivée de la basale ; — *d*, partie inférieure de la chambre terminale.

Cette phase comporte des dégénérescences et des résorptions tendant à se généraliser et pouvant aboutir à la vacuité complète de toutes les chambres individualisées, et même d'une partie de la longue chambre terminale. Dans ces cas extrêmes les ovarioles sont réduits à l'état de cordons très raccourcis, parallèles, constitués par une enveloppe péritonéale d'épaisseur insolite (apparence qui tient à sa grande rétraction en tout sens), et un contenu résiduel formé surtout de cellules épithéliales amoncelées en désordre, FIG. 18_t. Tant que la résorption est moins complète, ce qui est très fréquent, les organes demeurent un peu plus longs, mais sont d'ordinaire très irrégulièrement moniliformes, des places vides s'intercalant entre des chambres encore reconnaissables.

Circonstance digne de remarque, les dégénérescences ne se distribuent pas au hasard le long de l'ovariole, mais frappent de préférence les chambres les plus avancées. Il est fréquent, lorsque l'exploration est faite à un moment convenable, de constater que l'ovocyte basal et ses nourricières sont dans un état de résorption plus ou moins avancée, quand toutes les chambres qui précèdent sont encore normales, FIG. 19_t.

Les altérations s'étendent ensuite rapidement de bas en haut et, sauf les cas d'un fléchissement généralisé presque du premier coup, on peut distinguer dans un ovariole ravagé deux segments qui se sont montrés

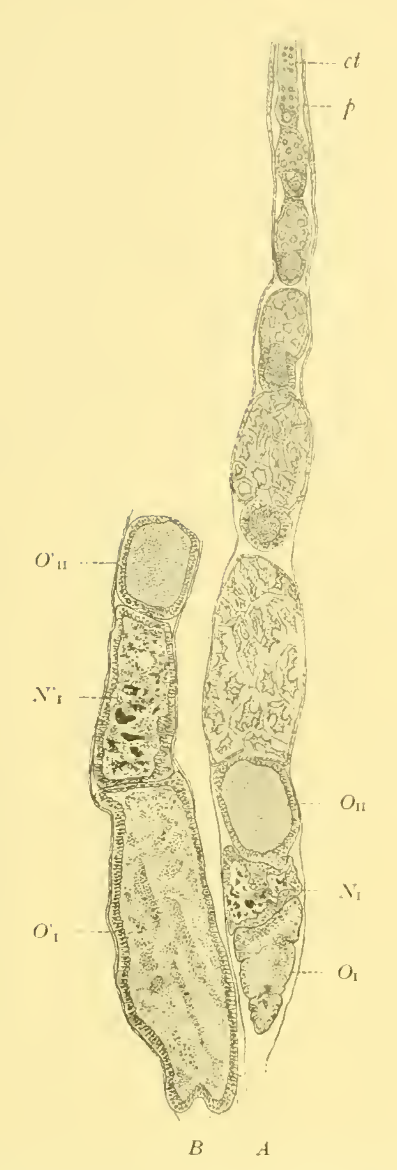


Fig. 19*t*. — Deux ovarioles de *Bombus* sphérularisé, au début des dégénérescences qui marquent la phase aiguë. — *A*, toutes les chambres individualisées reproduites ; — *B*, chambres du tronçon basal seules. — Gross. : 56.

O_I, première chambre à ovocyte (en partant de la base), réduite à un massif de cellules épithéliales dans lequel la membrane basale s'invagine çà et là ; — N_I, chambre à nourricières correspondante, où les épithéliales forment une enveloppe continue mais irrégulière, les nourricières n'étant représentées que par des débris ; — O_{II}, deuxième chambre à ovocyte, normale, comme celles qui la précèdent ; — *ct*, région basale de la chambre terminale ; — *p*, enveloppe péritonéale demeurant très épaisse tant que les chambres ne se développent pas.

O'_I, première chambre ovocytaire, à dégénérescence moins avancée que dans *A* ; — N'_I, chambre nourricière correspondante, à nourricières réduites à des restes ; — O'_{II}, deuxième chambre ovocytaire, normale, comme celles (non dessinées) qui la précèdent.

inégalement sensibles à l'influence parasitaire : un segment antérieur ou apical, comprenant la longue chambre terminale avec un petit nombre de chambres jeunes, est demeuré à peu près normal ; un segment postérieur ou basal, qui comprenait les chambres les plus évoluées, a son contenu dans un état de nécrose plus ou moins généralisée. Entre les deux se trouve une région intermédiaire où des dégénérescences et des anomalies coexistent avec une bonne conservation de plusieurs éléments.

Pourquoi les jeunes ovocytes et plus généralement les jeunes éléments de l'ovaire résistent-ils à des conditions défavorables qui se montrent fatales à ces mêmes éléments plus évolués ? La question rappelle celle que nous avons rencontrée ailleurs à propos des organismes eux-mêmes, quand nous avons eu affaire à des larves de Tachinaires qui, jeunes encore, supportaient bien une privation d'aliment ou un refroidissement prolongés et, devenues plus exigeantes parce que plus grandes, y succom-

baient (Pantel, 10, p. 171 de la Revue). Le maintien des éléments jeunes ne comporte que des échanges lents, quantitativement faibles, auxquels suffit un organisme même débilité; celui des éléments grandis exigerait des échanges rapides et massifs, auxquels l'épuisement de l'animal ne se prête plus. Tout se ramène aux exigences différentes de la vie ralentie et de la vie active. Le difficile serait de dire pourquoi un organisme ou une cellule ne restent pas ou ne retournent pas à la vie ralentie quand un autre physiologisme leur est impossible. On fera intervenir là l'accoutumance, mais ce n'est guère qu'un mot mis à la place d'une chose mal expliquée.

Rappelons en passant que c'est aussi la dégénérescence des seuls ovocytes avancés que Brunelli (05) a constatée chez les reines de Termitides parasitées par les protozoaires.

Après ces remarques générales il y a lieu d'examiner un peu en détail le sort des divers éléments. Il ne saurait être question de dresser un tableau de leurs altérations successives : un tel tableau est bien impossible, moins encore en raison des lacunes dans les observations que par suite du caractère essentiellement changeant des processus; on signalera seulement, à titre de premières données, les phénomènes qui se sont montrés avec une certaine fréquence, dans les diverses régions des ovarioles incomplètement ravagés.

b. Données sur les ovocytes.

Et tout d'abord constatons, pour réduire à sa juste valeur la règle plus haut énoncée de la propagation ascendante des ravages, que quelques unités succombent çà et là et sont résorbées, même dans la région antérieure des ovarioles. On trouve des chambres nourricières déjà individualisées, parfois même assez développées, qui ne sont pas suivies de l'ovocyte correspondant, ou ne sont suivies que d'un ovocyte malingre, beaucoup plus petit que ceux qui le précèdent dans la série et paraissant diminuer progressivement de grosseur sans subir durant tout un temps de changements structuraux bien appréciables.

Chez ces ovocytes malades, des déformations du contour extérieur coïncident quelquefois avec un état sombre de l'ovoplasme qui contraste avec les aspects normaux. L'altération du contour tient peut-être à une impuissance de la cellule à reprendre sa forme propre lorsque des pressions accidentelles, même légères, l'ont modifiée, et donc en somme à une diminution de sa vitalité.

On peut interpréter comme un autre indice d'affaiblissement une altération dans les rapports avec la couche épithéliale, qui semble supposer une perturbation dans les réactions mutuelles entre ovocyte et cellules choriogènes. La FIG. 106 offre un exemple de cette altération. L'ovocyte, *o*, est un de ceux dont l'état pathologique se déduirait déjà d'un nanisme très accusé, facile à avérer par comparaison avec l'ovocyte précédent, non dessiné. Ses rapports avec l'épithélium sont anormaux par un double côté. On peut remarquer tout d'abord que les cellules épithéliales, *e c h*, ne forment autour de cet ovocyte qu'une enveloppe très irrégulière, massive en arrière (à droite de la figure) et largement interrompue en avant, au lieu de s'étaler en une assise unique régulière et partout semblable à elle-même, qui, à ce stade, devrait être presque fermée du côté des nourricières. Une autre anomalie, c'est l'envahissement précoce de l'ovoplasme par une très grande quantité de noyaux épithéliaux : le phénomène peut être tenu à peu près pour physiologique par sa nature (noyaux de BLOCHMANN), mais il est certainement pathologique par sa date d'apparition et par les proportions qu'il prend.

A mesure que l'on avance vers la base de l'ovariole, l'état des ovocytes se caractérise de plus en plus non seulement comme pathologique, mais encore comme franchement nécrotique. La colorabilité se modifie relativement peu, dans un grand nombre de cas : après fixation au FLEMMING et coloration à l'hématoxyline ferrique, l'ovoplasme demeure gris dans sa grande masse; on y remarque seulement un semis peu abondant de corpuscules noirs, provenant peut-être de la destruction des noyaux de BLOCHMANN et un mélange de petits espaces plus clairs et de mottes ou îlots plus obscurs. Inutile d'ajouter qu'un bon objectif révèle immédiatement l'absence de toute structure arrêtée. Il est même instructif de constater que, dans certains ovocytes, on trouve toute une zone périphérique où la trame ovoplasmique est oblitérée et qui tend à se séparer de la région centrale encore structurée : la désorganisation nécrotique débute par le dehors et progresse par voie centripète.

Le rapetissement général, déjà sensible durant la période de lutte nécrobiotique antérieure à la perte de structure, pouvait être attribué alors à un simple défaut de balance entre l'assimilation et la désassimilation; il s'accentue durant la période nécrotique et semble tenir à une résorption par usure cytolytique. En conséquence, l'enveloppe épithéliale, tant qu'elle persiste, et la paroi musculo-trachéolaire ne sont plus soutenues et s'affaissent.

Le rapetissement s'accompagne bientôt d'une désagrégation de la masse ovoplasmique en fragments irréguliers de grosseur quelconque. Lorsque l'épithélium dégénère lui-même et se dissocie, ce qui arrive plus tôt ou plus tard, mais fatalement, des cellules épithéliales et des noyaux épithéliaux devenus libres s'insinuent entre les parcelles de substance ovoplasmique, FIG. **112**, *ne*.

Dans les ovocytes les plus âgés, où la membrane vitelline était déjà constituée, la désagrégation s'accompagne de quelques circonstances qui valent d'être relevées. La membrane vitelline résiste à la résorption, mais la cytolyse qui s'exerce au-dessous d'elle la réduit bientôt à la condition d'une coque non soutenue de l'intérieur, qui se plisse d'abord en se gondolant, puis se brise en fragments souvent emboités comme des écailles irrégulières et inégales, qui se montrent dispersés parmi les débris ovoplasmiques; dans les coupes, ces fragments se présentent souvent comme des serpenteaux, FIG. **111**, *m v*. L'existence de ces restes de membrane, dont l'identification est très sûre, dit de quel état initial et de quel stade ovocytaire est partie la dégénérescence; leur forme tourmentée et leur dissémination parmi les débris ovoplasmiques témoignent d'un malaxage produit sous l'action des éléments contractiles présents dans la paroi de l'ovariole, qui doit forcément intervenir dans la désagrégation et dont il faut en tout cas tenir compte pour interpréter un certain nombre de circonstances de détail, telles la forme de ballot présentée généralement par les résidus dégénératifs à la base de l'ovariole, qu'elle qu'en soit la nature, et la juxtaposition dans un même bloc de restes provenant de chambres différentes. Il est même vraisemblable que ce malaxage, en déterminant des déplacements de parties au sein des amas résiduels, favorise la réunion des débris de même nature et peut amener une sorte de triage : on s'explique ainsi que les restes des noyaux épithéliaux, après s'être montrés épars dans la profondeur de l'amas, deviennent plus tard périphériques, comme on le constate quelquefois.

c. Données sur les cellules nourricières.

α. *Anomalies*.

Quelques-unes des préparations étudiées montrent, dans la région moyenne des ovarioles, de nombreux cas de cyto-tératologie qui semblent

se rattacher à une diminution de la vitalité propre du cytoplasme, prélude de sa défaillance définitive. Les principaux se ramènent à la fusion syncytiale, à l'admission intra-cytoplasmique de noyaux étrangers, à l'amputation de lobes internes, qui sont absorbés par le noyau.

1. Formation de syncytiums. — Les divers éléments d'une chambre nourricière se fusionnent fréquemment en un petit nombre de syncytiums ayant un caractère d'individualité bien marqué, plus marqué en tout cas que les formations correspondantes de la lignée mâle. Ils possèdent une membrane générale, et les noyaux, au lieu de conserver leurs situations primitives, se distribuent avec une certaine régularité dans la masse commune de cytoplasme, de préférence à la périphérie, si bien que les chambres où il existe des fusions se signalent tout d'abord par un aspect assez particulier.

Le phénomène prend une certaine importance si on le rapproche des fusions si souvent observées chez les spermatocytes. On voit d'une part qu'il témoigne d'une tendance commune en réalité aux éléments des deux lignées sexuelles et que ne fait point disparaître la différenciation particulière des cellules nourricières. D'autre part, sa production dans des ovarioles visiblement épuisés confirme l'idée, déjà émise au sujet des spermatocytes, qu'il faut le considérer comme un symptôme d'affaiblissement, nullement comme un signe de prospérité exubérante.

2. Admission de noyaux épithéliaux. — A l'inverse de l'ovocyte, qui, chez *Bombus*, est envahi abondamment par des noyaux d'origine épithéliale (noyaux de Blochmann), les nourricières normales protègent efficacement leur intégrité contre les intrusions de cette nature : jamais on ne voit dans la masse de leur cytoplasme de petits noyaux étrangers bien caractérisés. Mais ce genre de défense faiblit comme les autres dans l'épuisement parasitaire. Les nourricières, partiellement représentées dans la fig. **106**, montrent un certain nombre de petits noyaux, *n e*, dont on ne saurait mettre en doute ni la situation intracytoplasmique, ni, par exclusion aussi bien que par comparaison, la nature épithéliale. Proviennent-ils de l'enveloppe périovocytaire, ou directement des amas discontinus qui représentent l'enveloppe de la chambre nourricière? C'est ce qu'il serait plus difficile de décider.

Ces noyaux sont moins nombreux et dégénèrent beaucoup plus rapidement que les noyaux intra-ovoplasmiques. Tandis que ceux-ci sont susceptibles de passer par une phase en réalité progressive, durant laquelle ils conservent une structure normale et se multiplient acinétiquement, ceux

des nourricières ne tardent pas à montrer des altérations et à disparaître, ne laissant à leur place qu'un espace clair, dans lequel on aperçoit d'ordinaire, sous la forme d'un granule colorable, un reste du nucléole.

3. Amputation de lobes internes; interprétation des noyaux polymorphes. — Il est nécessaire de s'arrêter un peu plus sur cette troisième sorte d'anomalies, trop fréquente pour n'être qu'un accident fortuit, trop étrange, si elle n'est pas cela, pour ne pas contenir au moins des indications sur les caractères normaux de la cellule. On la rencontre à l'époque où la forme vésiculeuse du noyau passe à la forme capricieusement découpée, si caractéristique des cellules nourricières chez un grand nombre d'hexapodes, et notamment chez *Bombus terrestris*.

Des images qui s'y rapportent sûrement et correspondent à l'amputation déjà réalisée montrent, à l'intérieur du noyau, une ou plusieurs masses cytoplasmiques, flottant à l'état d'inclusions globuleuses, FIG. **107**, **108**, l_1-l_3. D'autres, qui s'y rapportent probablement et correspondent à la préparation du phénomène, montrent des saillies cytoplasmiques, FIG. **105**, *l*, plus ou moins pédiculisées, qui proéminent dans le noyau. Le rapprochement des deux sortes d'images donne à penser que les sphères flottantes proviennent de l'amputation d'une saillie pédiculisée.

L'idée n'est acceptable, évidemment, que s'il n'est pas simplement question de noyaux annulaires, comme il en a été signalé çà et là dans les cellules nourricières de diverses espèces, mais bien de masses sûrement d'origine cytoplasmique et sûrement libres dans le noyau.

On sait que les noyaux troués, observés tout d'abord chez les vertébrés, sont à peine une rareté cytologique chez les hexapodes. Pour ne parler ici que de ceux qu'on rencontre dans les cellules nourricières [1], GROSS (03) en a publié plusieurs exemples (voir notamment ses fig. 66 [*Tabanus*], 112 [*Spilosoma*], 198 [*Andrena*]). Cette forme annulaire, rattachée par BRUNELLI (04) en même temps aux grandes dimensions du noyau et au caractère dégénératif que finissent par présenter les nourricières, se montre assez fréquemment dans de vieilles chambres de *B. terrestris* même normaux.

Mais elle n'a rien de commun avec l'état de choses que reproduisent les FIG. **107**, **108**, relatives à des chambres peu évoluées. Ici on s'assure déjà par l'exploration des coupes voisines qu'il s'agit bien de parties isolées,

[1] Les grandes cellules trachéolaires intérieures aux centres nerveux en fournissent de beaux exemples chez les chenilles (PANTEL, 09 et 10).

nullement de lobes encore rattachés à la paroi cytoplasmique par leur dessus ou leur dessous et, ce qui conclut mieux encore que cette critique par la vis micrométrique, la structure de ces boules est assez voisine de celle du corps cytoplasmique pour qu'il ne soit pas possible d'en méconnaître la provenance et assez différente pour qu'on ne puisse croire à une continuité. Ce sont des parties devenues globuleuses parce qu'excisées, comme nous avons vu les jeunes spermatides devenir globuleuses quand elles sont rendues libres, mais des parties qui semblent entrer aussitôt en dégénérescence, leur structure devenant finement granuleuse et des vacuoles, précurseurs de la résorption définitive, ne tardant pas à s'y montrer; les vacuoles peuvent renfermer des débris qui leur donnent une lointaine ressemblance avec un noyau, FIG. **108**, l_1.

Cette formation de lobes internes, susceptibles d'être amputés et de tomber ainsi dans la condition d'enclaves intranucléaires, donne lieu à quelques remarques qui intéressent d'assez près l'interprétation générale des noyaux polymorphes dans les cellules nourricières, et les relations mutuelles entre le cytoplasme et le noyau dans la cellule en général.

Les noyaux polymorphes des cellules nourricières des hexapodes ont été l'objet de nombreuses recherches et ont servi de base à des opinions diverses, parmi lesquelles sont à rappeler surtout celles de KORSCHELT, de GROSS, de GIARDINA et de BRUNELLI.

KORSCHELT (86 et travaux postérieurs), assimilant la cellule nourricière à une cellule sécrétrice, dans ce sens très juste qu'elle élabore au profit de l'ovocyte des substances nutritives, trouve la raison d'être des lobes nucléaires dans la nécessité d'accroître la surface de contact entre noyau et cytoplasme, afin d'accroitre la surface des réactions desquelles dépend la sécrétion. Ces lobes sont pour lui des sortes de pseudopodes. Le noyau émettrait donc activement des expansions dans la masse du cytoplasme.

GROSS (03), tout en faisant sienne l'idée que les prolongements nucléaires témoignent d'une active participation du noyau au travail sécréteur de la cellule, penche pour un mécanisme différent. Il admet qu'il se forme à l'intérieur du noyau des gouttes ou bulles qui viendraient crever à la surface en y produisant des déchirures, ce processus lui paraissant le plus propre à rendre compte des grosses lacunes que l'on trouve dans certains noyaux et de la forme corrodée des contours : « Auf mich macht es vielmehr den Eindruck, als ob im Innern des Kernes sich Tropfen oder Blasen bilden, die dann nach aussen durchbrechen. Jeden Falls zeigen sich in

vielen Kernen grosse Lücken; und auch die Contouren haben meist eine charakteristische zerfressene Form, die sich am besten durch den von mir vermutheten Entstehungsmodus erklären lässt » (op. cit., p. 143).

Giardina (03) classe les noyaux dont il s'agit parmi les « Forme dovute a causa complessa ». Pour lui, « questi nuclei polimorfi non si formano a guisa delle « forme mieliniche » per emissione di bozze, di sporgenze nucleari che si alungano e si ramificano sempre più, ma bensi per l'azione concomitante dell' accrescimento in volume del nucleo e per la formazione di sporgenze citoplasmatiche dentro il nucleo.... Sembra adunque risiedere nel citoplasma la causa diretta delle deformazione del nucleo » (op. cit., p. 355). L'opinion de l'auteur est donc le contre-pied de celle de Korschelt.

Brunelli (04), d'une part, s'attache à faire remarquer l'étroite parenté qui relie les noyaux annulaires aux noyaux polymorphes, et voit, d'autre part, dans la coexistence de noyaux polymorphes et de noyaux en amitose un motif de considérer le polymorphisme comme une amitose avortée. Il fait remarquer d'ailleurs que les premiers stades de la déformation polymorphique, dans les nourricières, rappellent les premiers stades de l'amitose.

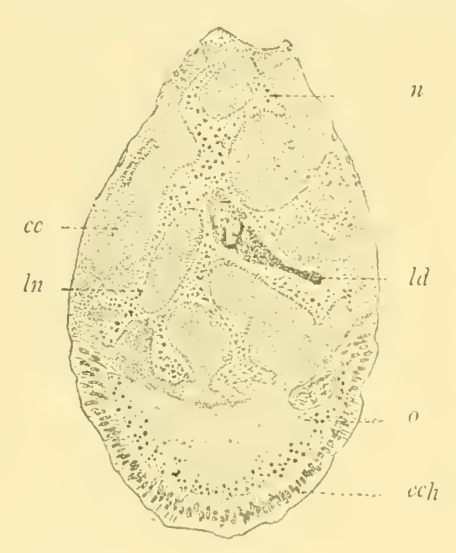


Fig. 20*l*. *Forficula auricularia*, amputation accidentelle de lobes cytoplasmiques dans les cellules nourricières. — Gross. : 230. *cc*, corps cytoplasmique de la nourricière; — *cch*, épithélium choriogène; — *ld*, lobe cytoplasmique amputé, dégénérant dans le noyau à titre d'enclave étrangère: — *ln*, lobe normal, dont la continuité avec *cc* ne se montre que dans un autre plan (apparence de noyau troué); — *n*, noyau de la nourricière; — *o*, ovocyte.

L'explication de Korschelt serait à à peu près à l'abri des objections s'il n'y avait à rendre compte que des ramures déjà formées; elle est beaucoup moins satisfaisante quand il s'agit des premiers stades de la transformation, ainsi que nous le verrons à propos de l'opinion de Giardina.

A l'égard des lacunes vues par Gross à l'intérieur des noyaux, il faut dire tout de suite qu'il s'en rencontre dans le matériel parasité, où elles sont presque certainement dues à la résorption de lobes cytoplasmiques amputés. L'auteur, il est vrai, les signale d'après des reines normales, mais il est très probable, pour ne pas dire certain, que des amputations se

produisent aussi chez les femelles non parasitées, soit comme conséquence d'un affaiblissement général de l'insecte, soit comme symptôme d'une dépression individuelle de l'élément. A défaut d'exemples fournis par *Bombus*, la FIG. 20_t, empruntée à *Forficula*, une espèce dont les cellules nourricières ont les lobes nucléaires les plus typiques, en met un sous les yeux. Les images, donc, qui ont servi de point de départ à l'interprétation de GROSS, sont accidentelles et ne sauraient rendre compte d'un processus normal.

L'idée de BRUNELLI expliquerait d'une façon très aisée certains faits de fragmentation dans des noyaux âgés, mais il est difficile de souscrire à l'affirmation de l'auteur quand il dit que les premiers stades de la déformation nucléaire rappellent ceux de l'amitose.

Ces premiers stades, par contre, se succèdent exactement avec la physionomie retracée par GIARDINA. Aussi est-ce la théorie de cet observateur, en tant du moins qu'elle s'appuie sur la croissance du cytoplasme, qui paraît répondre le mieux aux faits [1]. Ce qu'on voit, ce sont des saillies du cytoplasme proéminant dans le noyau, point du tout des saillies du noyau s'avançant dans le cytoplasme. Aucun doute ne peut rester à cet égard lorsqu'on suit la transformation graduelle sur des cellules particulièrement favorables, comme la cellule nourricière de *Forficula*, choisie effectivement comme exemple par GIARDINA, ou celle de *Labidura* qui est du même type, mais préférable en raison de la série graduée des stades que l'on a dans un même ovariole. Dans ces espèces, le corps cytoplasmique est extrêmement réduit, avant la première ébauche des ramures; il forme autour d'une vésicule nucléaire volumineuse et isodiamétrale une couche mince d'épaisseur uniforme, qui semble simplement céder passivement au mouvement de croissance du noyau. Celui-ci n'offre aucune tendance à s'allonger et à s'étrangler, comme le voudrait la théorie de BRUNELLI, ni à pousser des proéminences, comme le voudrait celle de KORSCHELT; seulement on voit apparaître à un moment donné dans le cytoplasme comme des foyers localisés de croissance donnant lieu à des épaississements qui, sans altérer le contour extérieur de la cellule, modifient son contour intérieur en y déterminant autant de saillies. C'est la première indication de mouvements internes qui n'ont qu'à se poursuivre et à se répéter sur d'autres points pour conduire simultanément à l'accroissement du corps cytoplasmique et au découpage du noyau. Dans le cas de *Bombus terrestris*, le

(1) BRUNELLI, tout en revendiquant pour son hypothèse d'une amitose avortée le rôle capital dans la déformation du noyau polymorphe, se défend d'exclure d'autres « minori concause », notamment la cause invoquée par GIARDINA.

volume du corps cytoplasmique est considérable au moment où débute la transformation du noyau, mais c'est là probablement la seule différence entre les deux types; une saillie telle que *l*, FIG. **105**, paraît être due au fonctionnement d'un foyer de croissance apparu dans le cytoplasme.

En partant de cette base, on pourrait concevoir que durant une première période le noyau, possédant une vitalité prédominante, grandit considérablement sous la forme d'une vésicule isodiamétrale en repoussant le cytoplasme, et que durant une période subséquente les rôles sont en quelque sorte intervertis, le cytoplasme se développant plus vite que le noyau et par foyers irrégulièrement distribués dans sa masse, qui donnent lieu à la formation d'excroissances internes. L'étranglement excessif et l'amputation définitive de quelques-unes de ces excroissances seraient un accident pathologique pouvant tenir, d'une part, à un affaiblissement de la vitalité du cytoplasme, qui surviendrait après la pousse de l'excroissance et, de l'autre, à la tendance du noyau à récupérer sa forme propre. On rencontre de nombreux exemples d'un fléchissement cytoplasmique coexistant avec une vitalité encore plus ou moins manifeste du noyau. La FIG. 21*l* relative à la dégénérescence accidentelle d'une jeune cellule nourricière de *Forficula*, rappelle ce fait général, sur lequel nous aurons à revenir, et offre une circonstance particulièrement intéressante ici, savoir que le corps cytoplasmique ne s'altère pas simultanément dans toute sa masse, mais par parties successives, en abandonnant en pleine substance nucléaire des résidus dégénératifs.

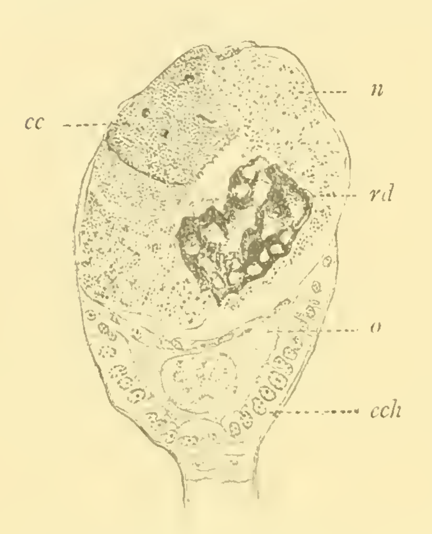


FIG. 21*l*. *Forficula auricularia*, dégénérescence accidentelle du corps cytoplasmique précédant celle du noyau dans une jeune cellule nourricière. — Gross. : 330.

cc, corps cytoplasmique de la nourricière, devenu unilatéral par rapport au noyau et se désagrégeant par sa surface; — *ech*, épithélium choriogène; — *n*, noyau de la nourricière; — *o*, ovocyte; — *rd*, masse résiduelle détachée du corps cytoplasmique.

Quoi qu'il en puisse être de ses causes immédiates et du mécanisme qui la conditionne, l'amputation de lobes cytoplasmiques internes met l'observateur en face d'un phénomène cytologiquement fort curieux. Il ne peut manquer de provoquer un rapprochement avec son inverse, l'excision d'un fragment nucléaire rejeté dans le cytoplasme. Or, tandis que dans ce der-

nier cas le fragment peut se constituer en un petit noyau et continuer de vivre, ainsi que l'établissent tant d'exemples bien connus (caryomérites, divisions directes inégales), la petite masse cytoplasmique est condamnée à une nécrose et à une résorption que l'on peut croire très prochaines, à en juger par la rapidité des altérations structurales. La raison de cette différence est que le cytoplasme doit être en rapport, d'une part, avec le noyau et, d'autre part, avec le milieu extérieur, tandis que la vie du noyau n'est subordonnée qu'à des rapports cytoplasmiques.

Rappelons en terminant qu'on a signalé çà et là, dans des états pathologiques de la cellule, l'englobement par le noyau de parties venant du cytoplasme. C'est ainsi que R. Ehrlich (09) a signalé dans les noyaux des cellules épithéliales en dégénérescence d'*Ascaris* des formations décrites par divers observateurs comme des parasites et paraissant avoir une origine cytoplasmique; ainsi encore que Knoche (09) a vu dans la vésicule germinative de Bostrichides inédiés des particules de matériel cytoplasmique, et notamment des cristaux de substances protéiques particulièrement faciles à identifier (1).

β. *Phénomènes nécrotiques.*

On pourrait dresser toute une liste des altérations qui semblent appartenir aux premières étapes de la résorption nécrotique, mais elles seraient assez différentes suivant l'ovaire étudié, et si quelques-unes, comme le changement de chromaticité et la vacuolisation du cytoplasme, reparaissaient plus constamment, ce ne serait ni à la même époque ni avec la même intensité. Il y a des différences individuelles parmi les cellules de même espèce, il y en a même parmi les régions d'une même cellule.

Les unités qui constituent la population d'une même chambre nourricière dégénèrent en général synchroniquement, pourtant cette règle souffre des exceptions. On rencontre des chambres où les cellules périphériques sont en pleine désagrégation, tandis que les profondes sont encore en parfait état, FIG. **22**$_t$. C'est l'inverse du cas plus haut signalé dans la gonade mâle de *Forficula*. En présence de telles images on ne peut guère soutenir que le rationnement nutritif résultant de l'épuisement parasitaire donnerait directement le branle à toutes les nécroses cellulaires. Elles tendraient à faire admettre plutôt que cette cause doit bien être à la base des processus, en tant que préparatoire et prédisposante, mais que les processus eux-mêmes

(1) Voir à l'appendice les remarques additionnelles sur la genèse des lobes nucléaires.

peuvent être déclanchés par quelque circonstance différente, telle peut-être une sorte de contamination ou d'intoxication tenant à des rapports plus étroits avec une ou plusieurs cellules ayant déjà succombé.

S'il s'agit des étapes nécrotiques plus avancées, on peut relever un certain nombre de faits qui semblent les caractériser plus spécialement.



FIG. 22*t*. *Bombus terrestris* sphérularisé, partie antérieure d'une chambre ovocytaire et partie postérieure de la chambre nourricière correspondante où les cellules périphériques seules sont en pleine désagrégation. — Gross. : 210.

ech, épithélium choriogène paraissant très haut à cause du rapetissement de l'ovocyte; — *cn*, épithélium de la chambre nourricière; — *nn*, nourricières normales; — *o*, ovocyte; — *rn*, restes dégénératifs des nourricières périphériques.

Le cytoplasme se montre parsemé de particules très colorables, de forme et de grandeur très diverses, émigrées très vraisemblablement du noyau, dont la membrane est de bonne heure résorbée. Le reste du corps chromatique forme un amas plus ou moins serré qui occupe toujours la place du noyau et en retient grossièrement la forme. Le tout se rapetisse graduellement par résorption cytolytique, ainsi qu'il a été dit de l'ovocyte.

D'ordinaire il ne tarde pas à se produire une désagrégation de toute la chambre en fragments tantôt volumineux, tantôt menus, entre lesquels s'insinuent des éléments épithéliaux. L'image FIG. **110** doit être considérée comme un simple exemple des multiples aspects qui correspondent à cet état de choses. Dans le

cas reproduit, la chromatine résiduelle, qui occupe la place et dessine encore la forme des noyaux, est divisée en fins granules très distincts, qui permettent d'identifier plus sûrement les granules tout pareils dispersés dans le cytoplasme.

Tout à fait à la base de l'ovariole, le résidu des chambres nourricières se présente comme un ballot pétri et roulé sous l'action des mouvements vermiculaires de la paroi de l'ovariole. Pourtant on le distingue encore des résidus ovocytaires, grâce à la présence des plages sombres dont la distribution et la forme rappellent toujours les gros noyaux polymorphes.

d. Données sur les cellules épithéliales.

Des trois sortes de cellules qui forment le contenu de l'ovariole, la cellule épithéliale est de beaucoup la plus résistante. Elle peut survivre à la résorption complète des deux autres, elle entre la dernière en réaction pathologique et succombe la dernière.

Il n'est pas rare d'observer çà et là, dans des ovarioles entièrement dépeuplés sur une partie considérable de leur longueur, des renflements qui sont exclusivement dus à la garniture épithéliale d'une chambre vide; les cellules peuvent y être encore dans un état de conservation faisant contraste avec la ruine totale qui a frappé les chambres précédentes aussi bien que les suivantes, sans excepter leur épithélium. A quoi peut tenir le sort privilégié fait aux épithéliales persistantes? Il n'est probablement qu'une des formes de l'inégalité congénitale existant entre les éléments anatomiques aussi bien qu'entre les organismes et qui peut se compliquer chez les premiers de la solidarité créée par des rapports d'association en vue d'un même effet général.

L'épithélium se conserve particulièrement bien dans les chambres ovocytaires. D'ordinaire il y garde encore son aspect à peu près normal dans la région moyenne de l'ovariole quand les ovocytes y sont en pleine dégénérescence. Dans les chambres nourricières, les cellules épithéliales prennent plus aisément des dehors d'éléments malades, que leur état de dissémination contribue encore à accentuer.

Il serait trop long de suivre dans le détail les symptômes de réaction pathologique ou de dégénérescence proprement dite isolément observables çà et là, même dans les chambres les moins éprouvées. Quant aux phénomènes susceptibles de se généraliser dans une chambre, ou de s'y montrer

tout au moins avec une fréquence qui oblige à les regarder comme assez caractéristiques, trois surtout méritent de fixer l'attention.

C'est en premier lieu la distribution topographique des dégénérescences dans un épithélium choriogène plus ou moins éprouvé, mais non ravagé en masse. Les éléments malades ou nécrosés ne s'y montrent pas disséminés isolément parmi les autres, mais conservent entre eux des rapports de contact. Souvent ils forment par leur ensemble un réseau dont les mailles enserrent des cellules saines; ce réseau, qu'on voit le mieux sur les coupes tangentielles de la chambre où ils se montrent de face, est tout à fait pareil à celui qui a été signalé chez les fourmis par BLOCHMANN (86). D'autres fois ils forment des plages continues tendant à envahir des parties considérables de l'enveloppe choriogène. Sur la FIG. **23**$_t$, où les éléments nécrosés se détachent en noir, on voit à gauche, en haut, une telle plage et au-dessous une alternance de cellules normales et de cellules mortes correspondant à la coupe perpendiculaire d'un réseau. Quelles que soient les variantes, c'est, pour le fond, l'irradiation des dégâts déjà rencontrée dans les spermatocytes de *Forficula* et dans les cellules nourricières de *Bombus* : les mouvements de dégénérescence semblent se transmettre de cellule à cellule par une véritable contamination. Le terrain doit évidemment être préparé, mais, cette condition donnée, il n'est pas impossible que l'entrée en scène des phénomènes nécrobiotiques et nécrotiques soit déterminée par des substances toxiques directement reçues d'une cellule ayant déjà succombé.



FIG. **23**$_t$. *Bombus terrestris* sphérularisé, région postérieure d'une chambre ovocytaire montrant la distribution topographique des ravages dans l'épithélium choriogène. — Gross : 150.

Un second phénomène à signaler c'est la tendance des cellules à abandonner leur disposition en épithélium simple pour se grouper en formations massives. La FIG. **106** offre déjà un exemple de ces accumulations qui finissent, dans certains cas mieux caractérisés, par imiter une formation adénoïde de vertébré. L'altération qui conduit à cet état doit être considérée comme étant en grande partie situelle et due à un glissement qui ne saurait manquer de survenir lorsque, par suite de la résorption graduelle

de l'ovocyte ou des nourricières, la formation épithéliale cesse d'être soutenue. Pourtant, l'importance de ce facteur, qui est très réelle, ne doit pas être exagérée : on trouve des enveloppes épithéliales qui ont conservé leur disposition en assise simple à un rang de cellules autour d'un ovocyte en grande partie résorbé. Et en tout cas il est au moins probable que des processus de pullulation contribuent pour une part à la formation des amas compacts : si on ne voit pas de figures cinétiques, dans l'épaisseur de ces amas, on y remarque de nombreux noyaux allongés ou étranglés, des cellules binucléées, qui s'expliqueraient difficilement en dehors de l'hypothèse d'une division directe. Il est à peine nécessaire de dire que les massifs portent très fréquemment des marques de leur nature pathologique : absence de membranes cellulaires, gonflement ou vacuolisation du cytoplasme, hypertrophie du noyau, altération de la colorabilité.

Autre phénomène, la tendance des cellules à expulser leur noyau. Réduite à de faibles proportions, limitée aux cellules de l'épithélium choriogène périovocytaire et à la période d'active formation du vitellus, cette tendance est l'origine des noyaux de Blochmann. Nous avons vu plus haut qu'elle semble pouvoir affecter aussi les éléments épithéliaux de la chambre nourricière et donner lieu à l'apparition de petits noyaux intracytoplasmiques chez les cellules nourricières. Plus généralisé encore, le phénomène marque les débuts de la destruction finale de l'épithélium et c'est alors l'essaimage des noyaux libres, plus ou moins altérés, qui a été signalé ci-dessus à travers les fragments dissociés de l'ovocyte ou des nourricières.

Les FIG. **109-112** montrent quelques exemples de cette dernière émission. Dans le cas de la FIG. **109**, on peut dire qu'elle ne fait que d'entrer en scène : il existe quelques noyaux libres, hypertrophiés, sur le côté interne de l'épithélium; du côté externe on voit encore des cellules sensiblement normales, tandis que d'autres, situées au-dessous de celles-là, sont fortement gonflées et ont perdu leur structure cytoplasmique : on peut supposer que la mise en liberté du noyau, par éclatement ou par résorption locale de la membrane, y est imminente.

La destruction de la cellule épithéliale débute donc par le cytoplasme. Le noyau devient libre, généralement, avant d'être altéré dans sa structure et est susceptible de se maintenir quelque temps en survie, bien qu'il doive fatalement succomber. La survie se manifeste par des divisions directes, dont on trouve des indices manifestes, et qu'il serait difficile d'interpréter comme des fragmentations cadavériques, la défaillance finale par une con-

densation pycnotique précédant la résorption lente par dissolution graduelle. Les FIG. **110-112** mettent sous les yeux, avec quelques exemples de division directe, le passage graduel de l'aspect normal à celui de simples corps homogènes, hyperchromatiques, disséminés au sein des résidus des ovocytes ou des cellules nourricières.

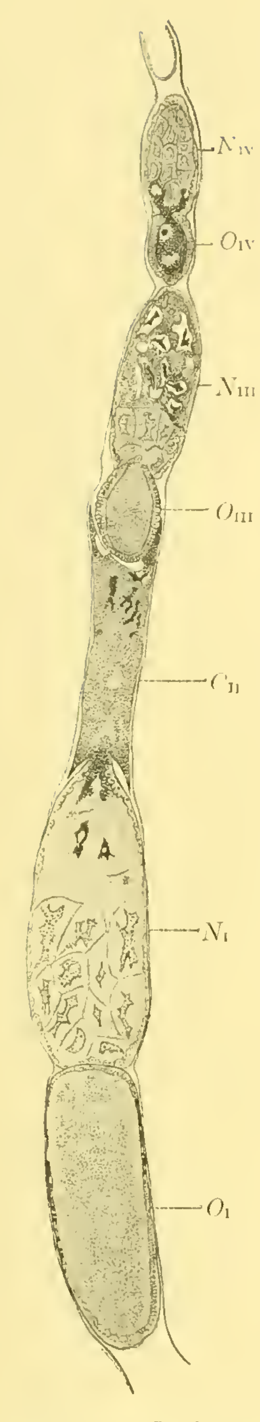
F. Données sur la castration parasitaire chez la reine de - Bombus terrestris - parasitée par une larve d'Hyménoptère.

La larve ici en cause est un endoparasite grégaire, assez fréquent du milieu de mai au milieu de juillet. Sa présence parmi les viscères du bourdon paraît y être précédée de celle de nombreux embryons libres (identification non faite; cas de polyembryonie?). Tout porte à croire que cette larve est hémophage à ses premiers stades et devient ensuite hémo-stéatophage. L'adulte n'a pu jusqu'ici être obtenu.

Une circonstance importante à relever, parce qu'elle doit influer sur le caractère des dégâts indirects, c'est que, comme chez beaucoup d'endoparasites des chenilles, le développement du système trachéen est très retardé, la larve offrant pendant longtemps une grossière ressemblance avec un nématode fusiforme dont l'annelation serait très marquée. On peut conjecturer que son métabolisme est alors peu actif et donc son influence sur l'organisme hospitalier peu nocive.

Le préjudice s'aggrave avec une certaine soudaineté lorsque, la respiration étant devenue aérienne, les parasites, qui peuvent être présents dans un même hôte au nombre de 50 et plus, et qui évoluent à peu près synchroniquement, entrent dans la phase de leur dernière maturation.

On entrevoit, en somme, une succession de deux régimes d'emprunt, rappelant un peu ceux de *Sphærularia*, mais n'intervenant que plus tard, quand les ovaires du *Bombus* sont depuis longtemps sortis du repos hivernal et parvenus le plus souvent à un stade d'évolution avancé. Les symptômes de l'affaiblissement parasitaire doivent présenter des analogies dans ces deux cas de parasitisme et aussi des différences. Sans chercher à les distinguer, contentons-nous de relever, comme premières données relatives à la parasitation par l'hyménoptère, quelques particularités plus saillantes; plusieurs d'entre elles se seraient présentées aussi chez les *Bombus* sphérularisés, très vraisemblablement, si on avait soumis à l'exploration un matériel plus abondant.



a. Symptômes paraissant tenir à la soudaineté et à l'époque tardive des emprunts nocifs.

1. Les éléments sont frappés sans ordre. Réserve faite des exceptions qui s'expliquent principalement par les multiples circonstances desquelles dépend l'intensité de l'action parasitique, les ovarioles en état de castration avancée sont du type reproduit dans la FIG. **24**$_{t}$. Les diverses chambres et, dans une chambre, les divers éléments sont atteints sans aucun ordre assignable. Dans le cas particulier, le premier ovocyte, en partant de la base, est bien conservé, mais son épithélium choriogène et sa chambre nourricière sont en partie détruits; l'ovocyte O_{II}, très déformé, conserve une structure encore reconnaissable, tandis que son épithélium et ses cellules nourricières sont résorbés; viennent ensuite un ovocyte normal, O_{III}, entouré d'un épithélium normal, une chambre à nourricières partiellement ravagée, N_{III}, un ovocyte en pleine dégénérescence, O_{IV}.

Ce désordre dans les défaillances cellulaires ne laisse pas d'offrir des difficultés d'interprétation. Il n'est pas explicable par la seule soudaineté dans l'aggravation des emprunts : cette soudaineté existe dans le cas de *Sphærularia* sans entraîner, au moins régulièrement, de semblables conséquences. Il ne l'est pas par le seul stade ontogénique, auquel nous avons fait appel pour nous expliquer que l'ovocyte le plus développé soit en général le premier atteint : des éléments relativement jeunes succombent ici, qui dans le cas de la parasitation par *Sphærularia* auraient résisté.

FIG. **24**$_{t}$. — *Bombus terrestris*, ovariole d'une reine hébergeant de nombreux exemplaires d'un hyménoptère non déterminé. — Gross. : 40.

N_{I}, 1re chambre à nourricières en partant de la base, normale en arrière, ayant des dégénérescences en avant : — N_{III}, 3e chambre à nourricières, même remarque ; — N_{IV}, 4e; les dégénérescences y débutent en arrière ; — O_{I}, 1re chambre ovocytaire, épithélium avec plages altérées ; — O_{II}, 2e chambre ovocytaire : épithélium complètement résorbé ; ovocyte à structure reconnaissable, très déformé, creusé aux deux bouts d'une excavation où est reçue la chambre voisine, envoyant une traînée de substance dans N_{I} ; — O_{III}, 3e chambre ovocytaire, normale ; — O_{IV}, 4e : épithélium normal ; ovocyte en pleine dégénérescence, paraissant diffluer entre les nourricières de la chambre correspondante en déterminant leur dégénérescence.

Il semble que la différence des effets doive être reportée pour une très grande part sur le physiologisme actuel des éléments. Chez un *Bombus* sphérularisé, toute la gonade est, depuis une date reculée, dans un état de vie ralentie comparable à une vie hivernale continuée, et dans ces conditions l'impressionnabilité des éléments est faible, ainsi que nous avons eu à le rappeler ailleurs. Mais chez un *Bombus* parasité tardivement, les cellules se trouvent dans une période de vie active et ont acquis par là une sensibilité devant laquelle les différences de stade sont devenues secondaires; de légers écarts dans la vigueur individuelle des divers éléments suffisent alors à expliquer le désordre observé.

2. L'enveloppe musculo-trachéolaire se contracte sur son contenu résiduel en le déformant. Les résorptions qui se produisent rapidement à toutes les hauteurs de l'ovariole déterminent un affaissement irrégulier et une rétraction en tous sens de l'enveloppe péritonéale, d'où résultent des déplacements irréguliers et des déformations du contenu résiduel. Tantôt ce contenu est comme télescopé par suite de la rétraction qui se produit dans le sens de l'axe, les chambres qui étaient en série se plaçant de front; tantôt des parties plus molles et moins résistantes sont moulées contre les parties voisines et comme injectées dans les interstices qu'elles comprennent; c'est ainsi que l'ovocyte O_{II} de la FIG. **24**$_{l}$ a reçu dans sa masse les cellules nourricières de la chambre correspondante, dont quelques noyaux s'y laissent encore identifier; ainsi encore que ce même ovocyte s'engage en haut autour de la chambre ovocytaire qui le suit, et en bas autour et dans la chambre à nourricières qui le précède.

b. Symptômes de contagion cytopathologique chez des éléments d'espèces différentes.

Nous nous sommes occupé plus haut d'altérations dégénératives se propageant de cellule à cellule autour d'un premier foyer, mais il s'agissait d'éléments de même sorte, spermatocytes ou cellules épithéliales; ici se présentent des cas plus remarquables où le déterminant des dégénérescences semble s'irradier d'une cellule donnée sur des cellules d'espèce différente.

Dans l'ovariole de la FIG. **24**$_{l}$, l'ovocyte en dégénérescence O_{II} paraît bien avoir communiqué l'ébranlement morbide aux nourricières de la chambre N_{I}, où les apicales seules sont atteintes; plus haut, O_{IV}, dont l'état

pathologique est rendu manifeste par une structure grossière et un hyperchromatisme prononcé, aurait déterminé de même la défaillance de plusieurs cellules nourricières à la base de N_{IV}, et peut-être à la région antérieure de N_{III}, à travers l'enveloppe choriogène demeurée saine.

c. Variabilité dans le sort de l'épithélium choriogène.

1. *Destruction précoce totale.* — Dans certaines chambres, l'épithélium dégénère et se résorbe totalement autour de l'ovocyte avant que celui-ci soit entré dans un état de désagrégation très marquée, O_{II}, FIG. **24**$_t$. La marche des phénomènes n'a pas été suivie, mais il semble que la cytolyse finisse par liquéfier les éléments sans qu'ils soient absorbés en nature par l'ovoplasme, rien ne permettant d'y reconnaitre leurs restes.

Les conséquences de la destruction sont intéressantes à remarquer sur ce même exemple. N'étant plus en rapport avec la formation qui constituait à la fois pour lui une enveloppe protectrice et un intermédiaire d'échanges, l'ovocyte était incapable, semble-t-il, de conserver sa forme et sa vitalité; il a obéi passivement à la constriction de la gaine péritonéale.

2. *Destruction partielle.* — On remarque déjà dans la même FIG. **24**$_t$, en O_I, des défaillances partielles de l'enveloppe choriogène, rappelant tout à fait celles qui ont été signalées chez les *Bombus* sphérularisés. Il n'y aurait pas lieu d'y revenir, n'étaient les circonstances nouvelles et assez remarquables dont ces destructions peuvent s'accompagner.

La FIG. **25**$_t$ reproduit en coupe longitudinale peu profonde une chambre ovocytaire âgée, dont le contour altéré par la pression des éléments voisins accuse une vitalité très affaiblie ou totalement abolie. L'image est frappante avant tout par l'existence d'une large interruption de l'épithélium, qui a mis à nu, dans la région moyenne, près du quart de la surface latérale de l'ovocyte. L'exploration de la suite des coupes permet de reconnaitre qu'il s'agit d'une interruption faisant tout le tour, découpée comme à l'emporte-pièce dans une assise de cellules parfaitement saines.

L'état de l'ovoplasme fournit quelques renseignements sur le sort des cellules disparues. Dans la zone dénudée il se montre comme tuméfié, si bien qu'il vient affleurer à la surface externe de l'épithélium conservé; sa structure est d'ailleurs altérée sur une assez grande profondeur et les



FIG. 25*l*. *Bombus terrestris*, mêmes conditions que FIG. 24*l*; chambre ovocytaire montrant une destruction locale de l'épithélium. — Gross. : 150. *Bl*, noyaux de BLOCHMANN; — *ech*, épithélium choriogène normal; — *o*, ovoplasme sous-jacent à l'épithélium normal; — *om*, ovoplasme modifié, directement recouvert par la basale de l'épithélium disparu; — *sph*, sphérules colorables dérivant des noyaux épithéliaux effondrés dans l'ovoplasme

noyaux de BLOCHMANN, bien conservés au-dessus et au-dessous de la lésion, sont très condensés à son niveau. Or, dans cette région plus altérée, principalement au voisinage de l'épithélium normal, il est possible d'identifier quelques noyaux épithéliaux, qui se transforment graduellement en simples sphérules très colorables et homogènes, *sph*. On peut donc croire que les éléments de l'épithélium disparu n'ont pas été simplement histolysés, mais se sont effondrés massivement dans l'ovoplasme. Cette absorption ou, si l'on veut, cette accession, survenant dans une grande cellule à tout le moins très affaiblie déjà, n'aurait pas été suivie d'une assimilation proprement dite, et n'aurait donné lieu qu'à une tuméfaction anomale, à une sorte de tumeur cellulaire.

Quoi qu'il en soit, il convient de remarquer que le cas dessiné est loin d'être unique. La zone de dénudation n'occupe pas toujours la même place, mais les autres circonstances se retrouvent chez plusieurs ovocytes, dans les coupes étudiées.

3. *Persistance avec ou sans phagocytose*. — A côté des chambres où l'épithélium succombe avant les cellules de la lignée sexuelle ou simultanément avec elles, il y en a un plus grand nombre, encore ici, où il leur survit. Son comportement pendant la dégénérescence et la résorption de l'ovocyte est variable : il peut phagocyter ou ne pas phagocyter.

La phagocytose ne parait intervenir que dans les chambres âgées, où existent déjà des boules vitellines, et se reconnait précisément à ce que quelques-unes de ces boules se montrent à l'intérieur des cellules épithéliales. Le phénomène devant se retrouver un peu plus loin, dans des ovarioles en état de castration accidentelle ou nutriciale, il suffit de l'indiquer ici en passant, pour constater qu'à ce point de vue la castration parasitaire ne fait pas exception.

Chapitre III.

La castration parasitaire est-elle un phénomène „sui generis"? Altérations non parasitaires de la gonade femelle chez divers insectes.

A voir le parasitisme retentir en quelque sorte électivement sur les gonades, on est amené à se demander si les altérations qu'il y détermine sont identiques ou non à celles qui peuvent y survenir sous d'autres influences et qui constituent, soit dit au moins en vue de la brièveté et de l'unification du langage, autant d'autres formes de castration indirecte.

Pour résoudre la question, le mieux assurément serait d'étudier ces diverses formes dans les espèces mêmes où nous avons décrit les phénomènes parasitaires, et les résultats de l'enquête seraient d'autant plus concluants qu'ils auraient été rendus plus comparables terme à terme par le parallélisme des données relatives à la même espèce et à la même gonade.

Mais les recherches de cytopathologie laissent moins que d'autres la liberté de remplir un cadre méthodique arrêté d'avance; on doit s'y accommoder d'un matériel fourni à peu près par le hasard et utiliser, au moins pour une première approximation de la solution cherchée, les données qu'il apporte.

Les altérations non parasitaires de la gonade mâle chez la forficule commune se présenteraient *a priori* comme particulièrement intéressantes à traiter ici. Mais, seules les altérations dues à la sénilité ou à la captivité ont pu être cursivement explorées, et les phénomènes entrevus n'ont rien d'assez nouveau, par rapport à ceux de la castration parasitaire, pour qu'il y ait lieu d'y insister. Remarquons seulement qu'à l'état d'épuisement sénile un peu prononcé les testicules sont macroscopiquement très réduits, surtout dans la région apicale où ils montrent un état de délabre-

ment manifeste ; la zone germinale est dégarnie, parfois complètement vide, les premières cellules susceptibles d'identification étant des spermatocytes. Au-dessous, les colonies sont rarement intactes; il s'y est produit des résorptions et un mélange hétérogène d'éléments normaux de stades très divers, d'éléments plus ou moins altérés ou franchement monstrueux, de restes pycnotiques et de spermies mûres enchevêtrées.

Il ne sera donc question que des altérations ovariennes. Elles seront étudiées en premier lieu chez les Muscides entomobies, objet direct de ces *Recherches*, et ensuite chez le bourdon reine déjà mis à profit pour l'étude de la castration parasitaire. Quelques données subsidiaires seront empruntées à l'abeille reine et jointes à celles du bourdon, quelques-unes aussi à la forficule.

A. Altérations ovariennes non parasitaires chez les Muscides à larves entomobies.

a. Aperçu des conditions générales dans lesquelles de telles altérations peuvent se montrer.

Même à ne considérer que les dégâts assez graves et assez généralisés pour que la gonade puisse être dite en état de castration, les conditions où ils se montrent sont variées, parfois suffisamment précises pour laisser entrevoir une cause au moins probable des accidents, d'autres fois trop vagues pour tirer de l'incertitude à cet égard.

α. Tantôt il s'agit de mouches ovilarvipares prises libres en état de gravidité, l'utérus postérieur bourré d'œufs à divers stades de développement embryonnaire : *Fausta radicum*, *Blepharidea vulgaris*.... Les ovaires sont alors très réduits, affaissés et flétris. L'apparence de délabrement tient en partie à la contraction de la paroi de l'ovariole, dans la région qui correspond aux chambres évacuées, en partie à des amas jaunâtres formés dans cette région par les restes des enveloppes épithéliales incomplètement résorbées [1], en partie aussi à l'état de dégénérescence d'un grand nombre

(1) Ce sont les *corps jaunes* de Stein. Dans son travail sur les ovaires des fourmis ouvrières, E. Bicford (95) désigne sous le nom de « gelbe Körperchen » des amas ovoïdes situés à une hauteur quelconque de l'ovariole, qui ne peuvent être que des résidus de chambres dégénérées en bloc, auxquels ne peut plus s'appliquer le terme introduit par Stein.

des chambres restantes, où l'ovocyte avait atteint près de la moitié de sa taille définitive.

C'est un état de choses marquant normalement la fin d'une période de ponte. Les dégénérescences peuvent être interprétées comme des symptômes d'épuisement ou de sénilité. Il se pourrait aussi que des toxines, rejetées par la masse considérable des embryons, durant leur période de rapide développement, et transportées dans tout l'organisme, semblent frapper de préférence les chambres ovariennes moyennement développées, parce que les éléments s'y trouvent actuellement plus sensibles aux influences nocives que ceux des chambres plus jeunes et que ceux des organes autres que les gonades, où l'on n'observe rien d'anormal.

L'idée de toxines rejetées par les embryons n'est qu'une hypothèse; elle serait d'accord avec le fait que le développement d'un grand nombre d'embryons comporte un métabolisme actif, difficile à concevoir sans produits de désynthèse toxiques; avec le fait aussi que les toxines alimentaires ou physiologiques de l'organisme maternel se localisent aisément dans l'œuf, mais pour être éliminées par l'embryon [1]. L'idée que les éléments des chambres moyennement développées se trouvent comme à un point critique où leur vulnérabilité est particulièrement prononcée, n'est que la traduction des faits d'observation.

β. Tantôt c'est une mouche ovilarvipare, *Blepharidea vulgaris*, obtenue par élevage de la chenille où elle a passé son existence larvaire et qui est étudiée dès sa sortie du puparium. Elle appartient à cette catégorie d'espèces, signalée dans le mémoire I, qui développe précocement et comme d'un seul coup toute sa ponte effective (3-4 œufs par ovariole). On trouve souvent, bien que pas toujours, que toute la partie supérieure des ovarioles, jusqu'aux grands ovocytes, est frappée de dégénérescence.

L'altération, ici, n'est pas remarquable par sa seule précocité, elle se place à part par cette double circonstance qu'elle atteint des éléments jeunes et coexiste avec le développement régulier de tous les œufs qui devaient effectivement venir à bien. On serait tenté d'y voir un phénomène physiologique lié à la limitation de la ponte; mais cette vue serait contraire au fait que la dégénérescence ne s'observe ni chez les individus pris libres, ni chez tous les individus venus d'élevage. Sans nier la part d'influence qui peut revenir à une prédisposition spécifique des organes, il faut l'attribuer

[1] Voir la note récente de R. Lewy (12) sur l'arachnolysine.

surtout aux conditions défavorables du développement post-embryonnaire, la larve ayant vécu dans des chenilles captives mal nourries.

γ. Tantôt encore ce sont des mouches ovilarvipares obtenues par élevage de l'hôte, conservées en captivité et abondamment nourries jusqu'à ce qu'elles soient mortes d'elles-mêmes. Les femelles d'*Echinomyia fera*, gardées dans ces conditions en présence de mâles, ne s'accouplent pas; leurs œufs mûrissent en nombre, descendent dans l'utérus incubateur qu'ils distendent comme chez les femelles libres, mais ne s'y développent point et finissent par y dégénérer en masse ([1]); la mort survient avant que les ovarioles soient épuisés et on trouve dans les chambres restantes un très grand nombre de dégénérescences.

Ici, ni l'épuisement ni la sénilité ne peuvent être invoqués. Les dégénérescences ovariennes aussi bien que la mort prématurée de l'insecte paraissent imputables à un état pathologique introduit par la rétention forcée d'une grande quantité d'œufs, qui meurent dans l'utérus incubateur et s'y altèrent simultanément, non sans doute sans rejeter dans l'organisme maternel une surabondance de produits toxiques qu'il est impuissant à éliminer.

([1]) La parthénogénèse facultative ne semble pas exister chez cette espèce, où la non-fécondation n'empêche pourtant pas la descente normale des œufs, ni leur accumulation dans l'utérus postérieur.

Il faut noter à cette occasion que chez les femelles non fécondées de *Gymnosoma rotundatum*, espèce ovipare, les œufs sont condamnés aussi à ne pas se développer, mais ils sont néanmoins pondus et collés à l'ordinaire sur le corps d'un hôte approprié; leur nombre total demeure très inférieur à celui d'une ponte normale; il y a réduction globale, comme dans le cas des phasmes parthénogénétiques étudiés par R. de Sinéty (01).

L'absence de parthénogénèse a été signalée déjà comme très probable chez un autre diptère, *Lonchoptera furcata*, par v. Meijere (06).

Dans ses très intéressantes recherches sur les *Glossina*, Roubaud n'a pas manqué de suivre le sort des œufs non fécondés. Il n'y a pas non plus de parthénogénèse. Dans une première note (09), l'auteur constate que la non-fécondation empêche la descente des œufs (« auto-régulation de la gestation »). Dans une communication ultérieure (11) il ajoute d'après *Gl. palpalis* ce renseignement que la croissance continue des ovules successifs chasse hors des voies génitales, sans doute par effraction, les ovules plus anciens; ceux-ci dégénèrent dans la cavité générale, où il a retrouvé jusqu'à cinq coques vides.

On voit, en somme, que chez les Muscides jusqu'ici étudiées la non-fécondation est suivie de la non-parthénogénèse, avec des circonstances secondaires assez diverses :

1° Il y a maturation ovarienne de l'œuf, descente dans l'utérus, ponte extérieure (*Gymnosoma rotundatum*);

2° Il y a maturation ovarienne, descente dans l'utérus, mais non pas ponte (*Echinomyia fera* et diverses autres espèces);

3° Il y a maturation ovarienne, mais non descente dans l'utérus (*Glossina*, Roubaud).

δ. Enfin, il est fréquent de rencontrer chez des femelles ovilarvipares ou ovipares, libres ou obtenues d'élevage, des dégénérescences ovariennes qu'il n'est pas possible de rattacher à une cause définie et qui doivent être provisoirement qualifiées de défaillances accidentelles.

b. Données cytopathologiques.

Dans les cas énumérés, l'état pathologique du matériel se manifeste déjà dans les traitements par un certain degré de raccornissement et d'hyperchromasie qui rendent difficiles un bon étalage et une bonne différenciation des coupes.

Les dégénérescences prennent des allures assez différentes d'un cas à l'autre, mais indépendantes, dans une large mesure, de la nature de la cause : presque toujours les différences observables paraissent tenir à quelque circonstance accessoire, du côté de cette cause même ou du côté de l'organisme.

Les observations faites sont trop incomplètes pour permettre une reconstitution générale des processus, si tant est qu'ils se déroulent suivant une marche toujours la même. Les notes qui suivent n'ont pour but que de signaler quelques faits un peu plus saillants, ou susceptibles d'une description plus précise.

α. *Données sur les ovocytes.*

Dans ses recherches sur les coléoptères, Knoche (08) est arrivé à ce résultat que les œufs peuvent être considérés comme ayant souffert de la faim, quand leur protoplasme prend une certaine structure à larges mailles particulièrement caractéristique : « überall dort, wo eine derartig weitmaschige Protoplasmastruktur in den Ovarialeiern bzw. im Endfach vorhanden ist, die Ovarien unter Hunger zu leiden haben » (op. cit., p. 226). Les ovocytes des *Blepharidea* qui ont passé la dernière période de leur existence larvaire chez des chenilles captives se montrent fréquemment modifiés dans ce sens, FIG. **114**. La modification est surtout sensible chez ceux qui ne sont qu'à moitié développés, mais se remarque encore au moment où la membrane vitelline va se constituer. C'est un symptôme qui, seul, accuserait une nutrition cellulaire légèrement insuffisante, un état de souffrance plutôt qu'une dépression voisine de la mort.

Une altération plus grave, paraissant liée au fléchissement au moins imminent de la vitalité de la cellule, c'est l'apparition dans l'ovoplasme de plages irrégulières, hyperchromatiques à divers degrés, où la structure est plus ou moins oblitérée, FIG. **115**. Les ovocytes où elle se montre se rapetissent progressivement et deviennent de plus en plus chétifs, sans doute par suite d'une prédominance successivement plus accentuée des phénomènes cataboliques sur l'anabolisme, puis se résorbent, peut-être par cytolyse périphérique, jusqu'à se transformer en une masse résiduelle de plus en plus condensée et sombre, incluant des parties hyperchromatiques, laquelle se désagrège enfin diversement.

β. *Données sur les cellules nourricières.*

Ces éléments étant appelés à dégénérer physiologiquement, dans les ovaires normaux, leurs altérations dans les ovaires pathologiques devraient être, à ce qu'il semble, des phénomènes devançant leur date, mais non des phénomènes nouveaux. En réalité, après une période de coïncidence, les deux sortes d'altérations prennent des caractères distincts.

Dans les conditions pathologiques aussi bien que dans les conditions physiologiques, la dégénérescence s'annonce, suivant le processus que REICHENOW (08) pose comme règle assez commune, dans la dépression cellulaire en général, par une croissance exagérée du noyau et un rejet compensateur de chromatine. Le rejet se fait ici principalement, sinon exclusivement, sous la forme d'une diffusion de substance non figurée, allant imprégner le cytoplasme ; celui-ci devient par le fait même apte à fixer plus ou moins les colorants nucléaires. Or, tandis que dans la dégénérescence physiologique le cytoplasme ainsi modifié passe tel quel dans l'ovocyte, à titre de matériel nutritif, dans la dégénérescence pathologique il demeure en place et devient le siège d'altérations ultérieures.

En dépit d'une grande diversité dans les apparences de détail, on remarque une tendance de la matière d'imprégnation à se séparer de la trame cytoplasmique sous la forme de larmes, de corpuscules piriformes, de globules intensivement colorables qui demeurent enclavés dans la masse générale ou deviennent libres à l'extérieur. Beaucoup d'images, comme celles qui sont reproduites dans les FIG. **115**, **117**, font penser à des gouttelettes exprimées par le cytoplasme dans un mouvement de contraction générale qui peut bien être accentué par les réactifs, mais paraît naturel à ce stade

de la dégénérescence. En même temps que ces corpuscules, de forme générale arrondie, le cytoplasme en renferme d'autres de forme quelconque : anguleux, squamiformes ou allongés, qui sont également très colorables et dont la signification générale n'est pas différente.

Parallèlement à ces modifications toutes les parties de la cellule subissent un rapetissement graduel; la chromatine se condense dans le noyau en amas irrégulier et le tout n'est bientôt qu'un reste bariolé, qui se segmente le plus souvent en blocs grossiers et se résorbe petit à petit.

γ. *Données sur les cellules épithéliales.*

Le comportement des cellules épithéliales dans les chambres en dégénérescence est différent suivant que ces éléments succombent de bonne heure ou qu'ils survivent à la destruction de l'ovocyte ou des cellules nourricières. Dans un cas il n'y a pas de phagocytose, dans l'autre ce phénomène peut intervenir.

1. Bien que les cellules épithéliales soient en général beaucoup plus résistantes vis-à-vis des influences nocives que les éléments de la lignée sexuelle, il peut se faire qu'elles soient les premières frappées. C'est ce qui arrive en particulier chez les espèces qui développent précocement dans leurs ovarioles un nombre limité d'œufs, telles *Cyrtophlebia elata*, *Blepharidea vulgaris*, et dont les chambres jeunes montrent dès l'éclosion, ou tout au moins après l'expulsion de la ponte effective, des dégénérescences en masse.

Chez divers exemplaires de *Cyrtophlebia* obtenus d'élevage, il n'existe pas une de ces chambres où l'épithélium soit sain. Dans celles où il est le moins ravagé les cellules sont distinctes, mais d'aspect très particulier : le noyau est géométriquement sphérique, rempli d'une substance homogène demeurant gris sale dans les Heidenhain (fixation au formol picro-acétique), où baigne seulement, en fait de formation colorable, une sphérule nucléolaire; le corps cytoplasmique est fortement gonflé, presque entièrement résous en liquide et comparable à une grande vésicule circumnucléaire. A un stade plus avancé, l'épithélium n'est plus qu'une zone loqueteuse où l'on ne distingue pas les cellules; elles semblent s'être déchirées par éclatement en laissant des restes très déformés, qui seront peu à peu résorbés.

Chez les *Blepharidea* qui ont pu être étudiés, les ravages sont moindres.

Les dégénérescences proprement dites ne portent que sur une partie des cellules épithéliales; le reste pourtant ne semble pas exempt d'un premier degré d'état réactionnel indiqué par un gonflement général, l'atténuation ou l'estompage des structures et la diminution de la colorabilité. Les éléments en dégénérescence avancée tranchent vivement sur ce fond par leur taille plus petite, un état de condensation manifeste, une colorabilité diffuse plus ou moins exagérée, qui finit par transformer la cellule en une masse impossible à différencier, dans les procédés régressifs.

La distribution topographique des éléments en dégénérescence offre les diverses particularités déjà signalées chez les *Bombus* en état de castration parasitaire. La FIG. **116** montre en *rf* une plage de dégénérescence continue où les cellules ne sont plus représentées que par des restes denses, très hyperchromatiques.

2. Reste à examiner le cas, de beaucoup le plus fréquent, où les cellules épithéliales ne dégénèrent que longtemps après celles de la lignée sexuelle. Ce qui en fait l'intérêt spécial, c'est moins la dégénérescence elle-même qu'un ensemble de modifications dont elle est généralement précédée : modification de forme et de disposition situelle conduisant à des aspects très particuliers, et modification de physiologisme caractérisée par l'englobement de particules abandonnées par les nourricières ou l'ovocyte.

A la première catégorie se rattache en premier lieu un accroissement apparent en hauteur. A un stade avancé, où l'épithélium devrait être plat, il est cylindrique, et cela non par arrêt de développement, mais par retour à un état antérieur. La FIG. **118** offre un exemple de cette modification; la présence d'une forte membrane vitelline fixe la date de la dégénérescence et permet d'affirmer que lorsqu'elle a débuté l'épithélium devait être plat, ou en d'autres termes que son état actuel reproduit celui qui avait précédé le grand accroissement de l'ovocyte. Il suffit de réfléchir à ces circonstances pour se rendre compte que l'allongement des cellules n'est pas le fait d'une croissance en hauteur, mais celui d'un changement de forme amené par le renversement des conditions qui avaient auparavant déterminé leur aplatissement : ces cellules s'étaient affaissées sur elles-mêmes en s'élargissant parce que l'ovocyte grandissait rapidement en distendant son revêtement épithélial, elles se sont relevées en se rétrécissant dès que le rapetissement dégénératif du même ovocyte a fait cesser la distension.

A côté de ces changements de forme, des changements de situation et de disposition respective des cellules : au lieu d'une assise simple, d'épais-

seur uniforme, elles constituent fréquemment une couche irrégulièrement stratifiée, ou des massifs pareils à ceux que nous avons rencontrés chez les *Bombus* en état de castration parasitaire; la FIG. **123** les montre amoncelées en arrière de l'ovocyte en un amas cupuliforme très épais dans sa région moyenne; dans le cas de la FIG. **117** elles forment une enveloppe irrégulièrement stratifiée. On pourrait croire que des divisions directes — on ne remarque aucune figure de division indirecte — interviennent dans la formation de ces massifs, mais ce ne peut être en tout cas que pour une part. Il y a aussi un déplacement de cellules préexistantes déterminé par la disparition graduelle du contenu de la chambre, auquel peut contribuer, suivant toute vraisemblance, la contraction de la paroi propre de l'ovariole.

Les indices de phagocytose abondent dans des images comme celles qui sont représentées FIG. **117**. **121**. Le phénomène porte principalement sur les gouttelettes de substance très chromophile, exsudées, durant toute une période de la dégénérescence, par les nourricières et même par l'ovocyte; c'est la complète ressemblance entre les sphérules noires visibles à l'intérieur des cellules épithéliales et celles qui sont libres dans leur voisinage qui permet de conclure à sa réalité.

Pourtant la phagocytose n'intervient pas nécessairement. On trouve de nombreuses chambres dont le contenu se réduit et se désagrège graduellement sans que l'épithélium, d'ailleurs vivant, présente d'inclusions intracellulaires. Dans quelques cas, comme celui auquel se rapporte la FIG. **118**, on peut croire que la présence d'une épaisse membrane vitelline s'oppose efficacement à l'arrivée de particules massives sur les épithéliales.

D'ailleurs, la phagocytose paraît ne survenir que lorsque les cellules épithéliales sont déjà malades et peu éloignées de leur ruine propre; l'introduction de particules étrangères dans leur soma pourrait être attribuée presque aussi bien à une invasion passive qu'à un englobement actif. Déjà lorsqu'elles sont massées les unes sur les autres, et par là même privées de leurs rapports naturels, on y observe des gonflements et des vacuolisations cytoplasmiques, des disparitions de membranes, des altérations nucléaires indiquant un état de souffrance qui s'accentue graduellement. Et lorsque apparaissent des particules intracytoplasmiques d'origine étrangère, on ne peut individualiser d'ordinaire qu'un petit nombre de cellules, qui soient en même temps bien conservées et porteuses de telles particules, le reste formant un amas désordonné où se mêlent, avec des particules semblables, des noyaux plus ou moins altérés et des débris loqueteux de cytoplasme diffluent.

Les dernières phases de la dégénérescence des cellules épithéliales peuvent déjà se caractériser sommairement d'après ces mêmes images. Le corps cytoplasmique finit par éclater en laissant des débris parmi lesquels les noyaux, devenus libres et eux-mêmes altérés à divers degrés, se résolvent successivement. Dans quelques cas, moins fréquents, il est vrai, que chez les *Bombus* sphérularisés, des noyaux libres encore relativement conservés tendent à se disperser parmi les fragments qui proviennent de la désagrégation de l'ovocyte ou des nourricières, FIG. 122.

δ. *Données sur les grandes cellules calicinales (pédonculaires) de « Cyrtophlebia elata ».*

Après avoir vu comment se comportent les cellules qui forment soit le contenu, soit l'enveloppe des chambres ovariennes, il ne sera pas hors de propos d'ajouter quelques indications, si sommaires et incomplètes soient-elles, sur une catégorie d'éléments qui, sans appartenir à l'ovariole, peuvent s'y introduire tout au moins dans certains cas de castration indirecte. Les quelques observations faites à ce sujet n'ont porté que sur *Cyrtophlebia elata*.

Chez cette espèce, l'état des ovaires à l'éclosion parait être particulièrement variable : quelquefois la généralité des ovarioles contient plusieurs œufs prêts à descendre, et d'autres fois le plus avancé est à peine entré dans la période de développement rapide qui précède la formation des enveloppes. Dans ce dernier cas, les dégénérescences peuvent être abondantes, précisément parmi les chambres les plus âgées, et des éléments étrangers à la population régulière des chambres se montrer dans les ovarioles.

Il s'agit de grandes cellules, FIG. 120, qui se remarquent çà et là, souvent à la partie postérieure de la dernière chambre, quelquefois plus haut, dans l'espace angulaire qui règne entre deux chambres consécutives, lorsque la paroi propre de l'ovariole ne s'applique pas étroitement sur son contenu ; quelques-unes remontent jusqu'à la base de l'antépénultième chambre. Elles se montrent tantôt au voisinage d'une chambre normale, tantôt contre une chambre en dégénérescence, libres, et alors le plus souvent isodiamétrales et irrégulièrement arrondies, ou en contact intime avec l'épithélium de la chambre, et alors plus ou moins déformées et aplaties.

Ces éléments ne peuvent être comparés pour la taille et l'aspect général

qu'à certaines cellules glandulaires ou aux grands néphrocytes. Leur noyau est régulier; il possède un corps chromatique disposé, suivant le type si fréquemment réalisé chez les cellules bien différenciées des diptères, en anses variqueuses, ou perliformes, ou même transversalement striées par places. Leur cytoplasme est nettement réticulé et assez colorable. Il n'y a pas de membrane bien arrêtée. Presque toujours le corps cellulaire renferme, sous forme d'enclaves, de petits noyaux étrangers qui ont parfois une apparence normale, mais montrent bien plus souvent les aspects ordinaires de la fragmentation dégénérative et de la résorption graduelle; il peut aussi n'y avoir que des débris de forme diverse, très colorables, ou de simples vacuoles, correspondant manifestement à des stades plus avancés de cette destruction. Les grandes cellules elles-mêmes ne paraissent pas conserver longtemps leurs allures d'éléments normaux; on en trouve dont la colorabilité et la structure témoignent d'une altération plus ou moins avancée.

Au lieu d'une simple cellule, se sont assez fréquemment des complexes d'un petit nombre de cellules individualisés en un tout qu'on trouve dans les conditions dites. Et alors quelqu'un ou quelques-uns des noyaux peuvent dégénérer prématurément en laissant dans le cytoplasme commun des restes irréguliers de substance très condensée et très colorable.

La présence de tels éléments dans des organes essentiellement clos, et leur ressemblance manifeste avec des phagocytes errants, font songer presque forcément à des amibocytes, qui se seraient introduits par diapédèse à travers la paroi de l'ovariole. En réalité il s'agit d'une tout autre sorte de cellules, dont le rôle phagocytaire, pour n'être pas clairement exclu, demeure en tout cas très problématique.

Les coupes favorablement orientées, où les ovarioles sont en continuité avec le *pédoncule* (- Stiel - de Stein) ou diverticule calicinal qui les supporte, permettent de reconnaître que cette première partie des voies évacuatrices est tapissée de deux sortes d'éléments : d'un petit nombre de très grandes cellules à aspect glandulaire, situées immédiatement au-dessous de l'insertion de l'ovariole, et de cellules cylindriques d'aspect très ordinaire, formant le reste du revêtement. Les premières dérivent d'ailleurs de celles-ci par une différenciation graduelle; elles grandissent beaucoup, prennent peu à peu les caractères structuraux que l'on observe dans les éléments devenus libres, tant que leur dégénérescence n'est pas trop avancée, et montrent une tendance manifeste à se développer vers la lumière du conduit, en y faisant une forte saillie. On remarque en outre, dans certains

pédoncules, qu'à un moment donné toute la région supérieure de l'épithélium subit une chute de cellules plus ou moins généralisée, phénomène sans doute préparatoire à la descente de l'œuf ou des œufs. Les grands éléments se détachent sans entrer proprement en dégénérescence, à ce qu'on croirait par une simple exagération de la saillie qu'ils faisaient déjà dans la lumière du conduit ; les petits se détachent aussi, comme par entraînement, dans la région de contact avec les grands, mais chez eux le phénomène est plus manifestement dégénératif : il y a gonflement du cytoplasme, oblitération de sa structure et disparition des membranes ; une partie du syncytium ainsi formé demeure souvent adhérente à une grande cellule, ou est englobée dans son cytoplasme, les petits noyaux prenant ainsi les apparences de noyaux phagocytés.

Ces quelques points peuvent être considérés comme assez nettement établis.

Beaucoup d'autres demeurent incertains : où est, dans ces phénomènes, la limite du normal et du pathologique? Par quel mécanisme se fait l'ascension des éléments libres à l'intérieur de l'ovariole et leur glissement entre la paroi propre de ce tube et celle des chambres? Quelle fonction spéciale peut-on reconnaître à des cellules qui paraissent devenues migratrices sur le tard de leur existence, mais qui ne se déplacent peut-être que passivement? Autant de questions qui restent à étudier.

B. Dégénérescences chez « Bombus » et « Apis ».

a. Remarques sur les conditions auxquelles correspondent les cas étudiés.

Les hyménoptères sociaux constituent un objet particulièrement indiqué pour l'étude de la castration non parasitaire chez les femelles. En plus des divers cas de castration accidentelle qui sont communs à tous les insectes, en plus de la castration alimentaire spéciale aux ouvrières ordinaires, on peut y rencontrer chez les ouvrières pondeuses tous les degrés d'un dépérissement ovarien qui est probablement à interpréter comme castration nutriciale tardive.

Nous emprunterons quelques renseignements à un cas de castration accidentelle observé chez *Apis ligustica*. Il s'agit d'une reine relativement jeune trouvée morte, mais encore très fraîche, près de sa ruche, d'où les

ouvrières venaient probablement de la retirer. Elle avait les ovaires en pleine prospérité depuis les chambres terminales jusque près de la base, mais les chambres basales étaient en grand nombre altérées; des symptômes variés semblent indiquer que le cours de la ponte avait été brusquement interrompu par quelque cause morbide, dont le contre-coup avait été principalement ressenti par les ovocytes les plus âgés.

La castration alimentaire appartient par sa cause à la période post-embryonnaire, et comporte, comme symptômes caractéristiques, des arrêts de développement ou des altérations de caractères sexuels même primaires; elle n'entre pas directement dans le cadre de cette étude.

Il en est autrement de la castration nutriciale, qui survient, durant la période imaginale, chez des ouvrières de forte taille dont les organes génitaux se trouvaient en voie de développement. Elle comporte un dépérissement de ces organes qu'il nous importe davantage de connaitre. Nous l'étudierons chez de grandes femelles de *Bombus terrestris* capturées en août, butineuses actives, paraissant aptes par l'ensemble de leurs caractères à la fois au peuplement et à l'approvisionnement du nid, mais qui ne montraient à la dissection que des ovarioles irréguliers, contenant çà et là, à diverses hauteurs, des débris jaunâtres de chambres dégénérées, et à leur base, très souvent, un œuf considérablement développé, mais de teinte et de forme anormales, ramassé irrégulièrement sur lui-même ou placé en travers.

Les dégénérescences frappent surtout les chambres les plus anciennes; elles surviennent dans l'ovocyte quand la membrane vitelline est sur le point de se former ou vient de se former. L'ovocyte passe alors par une véritable époque critique, où son impressionnabilité est particulièrement prononcée : c'est dans de semblables conditions que Korschelt (87*b*) a trouvé des dégénérescences chez des femelles de *Reduvius personatus*, de *Bombus lapidarius* et de plusieurs autres espèces.

b. Données cyto-pathologiques.

α. *Sur les ovocytes.*

Ils sont assez généralement les premiers à fléchir. Leurs modifications, qui n'ont d'ailleurs été suivies que dans le corps ovoplasmique, s'y présentent un peu différemment suivant les espèces et suivant l'état plus ou moins avancé de la vitellogénèse.

Bombus. — Dans un ovocyte pauvre en sphérules vitellines, le premier

indice du fléchissement parait consister dans l'apparition de la structure alvéolo-réticulaire à grandes mailles déjà signalée à propos des Muscides. A mesure que l'état s'aggrave, cette structure devient de plus en plus grossière et l'affinité pour les matières colorantes tend, du moins souvent, à se marquer davantage.

Ainsi modifié, l'ovocyte subit un rapetissement graduel. Cette diminution de volume précède très probablement la nécrose proprement dite et doit être considérée comme la conséquence d'un manque d'équilibre entre la synthèse et la désynthèse, qui va s'accentuant; elle s'apprécie aisément par comparaison avec les chambres normales de même âge, mais ne peut s'apprécier que de cette manière.

Une autre période succède où la résorption continue, mais sur l'ovocyte mort. L'état nécrotique devient manifeste, dans les cas où la défaillance n'est survenue qu'après la formation de la membrane vitelline, grâce à une circonstance particulière : les contractions propres ou les déformations passives de l'ovariole déterminent un brassage général dans lequel la membrane en question se contorsionne capricieusement et pénètre au sein de la masse ovocytaire, FIG. **128**, au lieu de reprendre sa forme comme dans le cas d'un ovocyte vivant. L'ovoplasme ainsi malaxé peut continuer de se résorber jusqu'à disparition totale, sans que son aspect structural se modifie très sensiblement.

Dans les ovocytes riches en vitellus, les modifications débutent de la manière dite, seulement les aspects se modifient bientôt du fait que les corpuscules vitellins semblent se fusionner en une masse homogène, surtout abondante dans les parties profondes de l'œuf, en donnant lieu aux surcolorations ordinaires des formations pathologiques. La présence çà et là de nodules plus denses, ou de fragments de membrane vitelline, ou d'espaces vides tenant à des résorptions locales et, pour une part considérable aussi, à la dissolution des substances grasses, achève de donner aux coupes une physionomie particulièrement caractérisée de matériel nécrosé. La résorption peut s'achever, même dans ce cas, sans complication par des processus nouveaux; le plus souvent toutefois le matériel vitellin de la zone périphérique est activement phagocyté par les cellules épithéliales, FIG. **125**, **126**.

Apis. — Dans l'unique reine étudiée, les dégénérescences les plus abondantes à la fois et les plus remarquables sont survenues après la résorption physiologique des nourricières, et donc au moment où la membrane vitelline venait de se former. A cette époque, les coupes de l'ovocyte

normal offrent un aspect caractéristique, dont on peut déjà prendre une idée par la FIG. 99, en tenant compte néanmoins de cette remarque que d'ordinaire les sphérules vitellines sont plus abondantes et que le fond ovoplasmique est plus finement structuré et moins chargé de gouttelettes graisseuses.

L'état de nécrobiose semble débuter, comme chez *Bombus,* par un rapetissement graduel bientôt suivi de modifications structurales et chromatiques annonçant la nécrose : le fond général devient dense, cassant, rebelle à la régression chromatique; les noyaux de BLOCHMANN ont disparu; les sphérules vitellines se colorent plus intensivement, se montrent creusées de vacuoles ou comme formées de globules emboîtés.

Dans certains ovarioles, la dégénérescence a saisi les ovocytes à un stade très avancé, où, à l'état normal, la structure est intermédiaire entre celle que l'on a cherché à reproduire dans les deux FIG. 99 et 100, les grosses boules vitellines ayant cédé la place à un très grand nombre de particules très petites, de grandeur assez uniforme, et les volumineux globules graisseux n'ayant pas encore fait leur apparition. La résorption ne semble pas s'accompagner alors de modifications chromatiques aussi sensibles; par contre, les coupes sont souvent plus chiffonnées et loqueteuses.

β. *Sur les cellules nourricières.*

Ces éléments sont sujets à une dégénérescence qui n'a rien de commun avec les altérations physiologiques préparatoires à leur absorption par l'ovoplasme, et qui peut les atteindre indépendamment de l'ovocyte correspondant, ou tandis que cet ovocyte est lui-même frappé. Les phénomènes, d'ailleurs, ne sont pas nécessairement synchrones pour toutes les unités d'une même chambre.

Encore ici, les choses paraissent débuter par une réduction de volume qui se poursuit quelque temps sans rien d'autre. Suivent les altérations cytoplasmiques, comprenant comme symptôme principal une dégénérescence probablement graisseuse, d'abord localisée dans la zone périphérique, se propageant plus tard vers le noyau, qui donne lieu à des apparences de structure grossièrement alvéolo-réticulée. Lorsque cette altération est encore peu avancée, les membranes ressortent d'ordinaire avec une rigueur particulière, et alors il est fréquent de constater que les cellules, très sensiblement allongées, sont disposées obliquement en spirale lâche. Le noyau est le dernier, en général, à faiblir; il perd toute apparence de structure régu-

lière; les particules chromatiques, devenues flottantes, s'y amoncellent sans ordre en amas très colorables. Dans cet état, toute la population de la chambre nourricière peut se résorber graduellement jusqu'à disparition complète.

γ. *Sur l'épithélium.*

Ce facteur anatomique mérite d'arrêter spécialement l'attention. On peut énoncer tout d'abord comme règle générale qu'il résiste aux influences nocives ici en jeu, de façon à survivre à la disparition totale des cellules de la lignée sexuelle. Il y a des dégénérescences individuelles de cellules, dont les caractères, il faut le remarquer en passant, reproduisent chez les *Bombus*, avec encore plus de netteté que chez les Muscides, ceux qui ont été signalés par Blochmann chez les fourmis; mais ces défaillances isolées sont tout au plus à considérer comme des incidents d'une lutte dont l'issue n'est pas nécessairement fatale à l'épithélium envisagé comme un tout.

Peut-être, toutefois, faudrait-il faire une distinction entre épithélium de chambre à ovocyte et épithélium de chambre à nourricières. Celui-ci est bien mieux caractérisé comme couche d'enveloppe chez les Bombides et les Apides que chez les Muscides, pourtant il est loin d'atteindre la richesse et la régularité de l'épithélium choriogène; son allure, pendant la résorption des nourricières, est plus quelconque, et on ne l'identifie pas toujours après leur disparition; néanmoins il demeure et se reconnaît dans certains cas, et d'ailleurs, puisque les dégénérescences dont il est ici question se placent à une époque voisine de la résorption physiologique, il est moins étonnant que les images relatives aux chambres nourricières présentent comme des caractères mixtes, jusqu'à un certain point intermédiaires entre ceux de la destruction normale et ceux de la destruction pathologique. Quant à l'épithélium de la chambre ovocytaire, il se conserve, durant toute la durée de la résorption de l'ovocyte, dans un état de prospérité manifeste, caractérisé par la régularité des noyaux, l'abondance et l'état finement structuré du cytoplasme. Après la disparition complète de la cellule femelle il est encore présent, à la base de l'ovariole ou à l'intérieur de son pédoncule, sous la forme d'une poche à paroi chiffonnée, formée d'une assise unique de cellules et se présentant au rasoir sous toutes les incidences.

Il faut signaler en second lieu, dans les cellules de l'épithélium choriogène, toute une série de modifications morphologiques : modification de taille, réelle ou seulement apparente, modifications de forme et de disposition.

Dès que l'ovocyte commence à se rapetisser, l'épithélium tend à passer de la forme basse et plate, qu'il avait pendant que se formait la membrane vitelline, à une forme haute. C'est une modification que nous avons rencontrée déjà chez les Muscides et interprétée comme un allongement purement apparent, dû au retrait latéral que subit l'épithélium dès qu'il cesse d'être distendu. Chez *Bombus*, cette modification se fait suivant deux types différents, dont les FIG. **127** et **128** peuvent respectivement donner une idée : l'assise épithéliale revient simplement à l'état où elle se trouvait avant la distension qui avait accompagné le dernier accroissement de l'ovocyte, ou bien elle prend un aspect festonné, très nouveau pour un épithélium péri-ovocytaire, rappelant un épithélium intestinal; l'allongement des cellules aux dépens de leur largeur commence sans doute, dans ce dernier cas comme dans le précédent, par un retour à un état antérieur, mais cet état est dépassé, sous l'influence d'une constriction générale de l'enveloppe due probablement à la musculature propre de l'ovariole; il y a en même temps un véritable glissement des cellules qui modifie d'une façon sensible leurs positions réciproques.

Chez *Apis*, cette particularité à noter que l'allongement apparent est peu considérable quand la dégénérescence ne survient qu'après la désagrégation des sphérules vitellines, et qu'il s'effectue suivant un type assez spécial quand elle arrive avant. Dans ce dernier cas, FIG. **124**, c'est seulement la partie moyenne de la cellule qui proémine vers l'ovocyte sous la forme d'un gros pseudopode, l'épithélium offrant alors dans les coupes une série de dents qui s'engrènent avec des accidents correspondants de la membrane vitelline. On pourrait se demander si ces sortes de saillies ne seraient pas à interpréter comme des excroissances développées activement par les cellules épithéliales et tendant à englober des particules arrachées à l'œuf; mais il semble, à tenir compte des modifications observées chez *Bombus* et des conditions dans lesquelles s'y présente la phagocytose, qu'il s'agit bien encore ici d'un phénomène passif, réductible malgré ses dehors à une rétraction latérale.

Il y a d'ailleurs, à côté des allongements apparents qui viennent d'être signalés, des allongements réels. Ceux-ci paraissent ne survenir que dans des cas particuliers, et s'accompagner en même temps d'une multiplication acinétique des noyaux et d'une phagocytose active. Les FIG. **125**, **126** sont relatives à ces conditions. Il s'agit d'ovocytes dont le matériel vitellin a donné lieu à la formation de plages centrales plus ou moins homogénéisées et de particules périphériques discrètes, les unes et les autres hyperchro-

matiques. L'allongement des cellules épithéliales et leur activité englobante s'y révèlent simultanément par cette circonstance que les particules hyperchromatiques forment des séries radiales dont plusieurs sont visiblement intérieures aux cellules mêmes. Le contour latéral de celles-ci finit bientôt, il est vrai, par se perdre dans la profondeur de la substance ovocytaire, mais sa direction, qui, dans la région basale où il est bien visible, est exactement celle des files de corpuscules, ne permet pas de douter qu'il ne se prolonge considérablement.

Les renseignements fournis par les images de cette nature sont complétés par d'autres plus favorables encore où l'on saisit les débuts des modifications. On trouve des coupes où toute une région de l'épithélium a conservé la forme relativement basse de la FIG. 127, le reste ayant pris la forme haute de la FIG. 125. Or, dans les zones de passage, il est aisé de suivre tous les stades de l'allongement et de se rendre compte qu'il s'agit bien ici d'une croissance effective, non d'un effet de la compression latérale, car celle-ci aurait dû produire partout les mêmes modifications; aisé aussi de constater, à des indices assez nets, que l'allongement des cellules est précédé d'une multiplication des noyaux; dans la région basale de l'épithélium où se fait la multiplication, ces organites sont petits, nombreux, serrés sans ordre, et à partir de là ils deviennent de plus en plus grands et de mieux en mieux sériés.

Quant aux détails des images phagocytiques, ils sont trop conformes aux types communs pour qu'il y ait lieu de s'y arrêter spécialement.

C. Altérations chez « Forficula ».

Sans entreprendre une étude détaillée, qui nous entrainerait à beaucoup de redites, il suffira de se mettre de suite en face de quelques images particulièrement caractéristiques, et d'en déduire la physionomie particulière des phénomènes dans cette espèce. Elles sont empruntées à des insectes normaux capturés en septembre, dont les ovarioles étaient généralement prospères et avaient leur chambre basale distendue par un volumineux ovocyte et sa nourricière-sœur, quelques-uns seulement montrant des dégénérescences : d'après la terminologie adoptée on peut dire que la gonade était en état de castration accidentelle peu prononcée.

Afin de pouvoir apprécier correctement les modifications, rappelons

d'abord quelle est, au stade dont il s'agit, la constitution de la dernière chambre ovocyto-nourricière normale, chez *Forficula*. L'objet est classique et reproduit, d'après KORSCHELT, à peu près dans tous les ouvrages généraux : KORSCHELT et HEIDER (02), fig. 215, HENNEGUY (04), fig. 592, BERLESE (09), fig. 1161. C'est un tout de forme ovoïde, comprenant en arrière la chambre ovocytaire et en avant la chambre à nourricière. L'ovocyte est chargé d'abondantes sphères vitellines qui ont de la tendance, surtout dans les parties profondes, à confluer en une masse homogène dont la substance se raccornit dans les traitements et rend les coupes difficiles. Il est revêtu d'un épithélium simple, de forme basse, riche en éléments sur tout le pourtour convexe extérieur, pauvre et souvent interrompu suivant la face aplatie ou concave qui s'applique contre la cellule nourricière. Celle-ci n'est accompagnée que d'un petit nombre de cellules épithéliales.

La FIG. **131**, où l'on a reproduit en partie la coupe médiane d'une chambre en dégénérescence avancée, permet d'entrevoir, au moins en gros, le sens des altérations pathologiques. L'ovocyte, en bas du dessin, est réduit à un résidu de matière coagulée et cassante, hyperchromatique, servant de gangue à de volumineuses boules probablement graisseuses qui ont disparu dans les traitements en laissant leurs moules vides. La nourricière, à la partie supérieure, n'est plus représentée que par un certain nombre de masses arrondies, denses, très colorables, rendues hétérogènes par la présence de parties plus obscures ou, au contraire, plus claires, occupant les mailles d'un très grossier réseau, et environnées d'un vide qui paraît tenir à leur résorption progressive. Les épithéliales, par contre, sont bien conservées; elles sont seulement profondément modifiées, quant à la disposition surtout : au lieu d'une assise simple, elles constituent autour du résidu ovocytique une couche massive, assez dense dans sa zone externe où les noyaux sont plus rapprochés, plus lâche et vacuoleuse dans sa zone interne. Cette même formation est considérablement développée dans la région qui correspond à la limite commune des chambres ovocytique et nourricière, et envoie des travées parmi les masses résiduelles qui représentent la cellule nourricière.

La FIG. **130** est relative à un stade plus avancé, auquel la résorption des débris dégénératifs est presque totale. Les éléments épithéliaux constituent un massif devenu compact, à l'intérieur duquel l'ovocyte et la nourricière ne sont plus représentés que par une lacune centrale peu importante et par quelques particules hyperchromatiques éparses çà et là. L'aspect his-

tologique du massif n'a rien qui indique un état proprement pathologique : les cellules y sont associées assez lâchement, mais sans interposition de lacunes; leurs limites ne sont généralement pas visibles. Le massif est renfermé dans une sorte de capsule se présentant comme une membrane à double contour, homogène, colorable, qui s'invagine par places en insinuant ses plis entre les cellules : c'est probablement une forte basale, qui passe aisément inaperçue dans les préparations d'ovaires normaux où elle est très délicate parce que très distendue, mais doit augmenter d'épaisseur en se rétractant, durant la résorption du contenu de la chambre, et devenir par suite très visible; sa colorabilité n'est qu'une conséquence de cette condensation successive.

Les indices de phagocytose sont nuls ou à peine saisissables, dans les chambres dessinées. Dans d'autres ils sont assez nets, et on peut dire que, chez *Forficula* comme chez *Bombus*, la résorption des cellules nécrosées s'achève avec ou sans intervention de ce phénomène.

La particularité la plus marquante, chez *Forficula*, c'est assurément la transformation de l'épithélium en un massif qui, à s'en tenir aux images histologiques, soutiendrait le rapprochement avec un amas néoplasique. Quel est le mécanisme de sa formation? L'idée d'une pullulation se présente si naturellement à l'esprit qu'il faudrait avoir des raisons positives pour l'exclure plutôt que pour l'accepter, et il faut dire de suite que le nombre des noyaux, leur disposition fréquente par paires, l'orientation quelconque de ces paires, dans les parties les plus lâches du massif, ont leur interprétation la plus naturelle dans un processus de division directe des noyaux seuls. Il semble pourtant que la constriction générale, à laquelle on a rattaché plus haut les modifications situelles qui surviennent dans les épithéliales chez *Bombus*, demeure encore ici un facteur important, peut-être même le principal; son intervention d'ailleurs est manifeste dans l'état tourmenté de la membrane basale.

Jusqu'à quel point ces phénomènes se retrouveront-ils dans les cas de castration parasitaire? La FIG. 113, empruntée à une forficule qui hébergeait une larve III de *Ceromasia rufipes*, semble permettre d'affirmer que l'épithélium est encore très prospère, au point de montrer des figures cinétiques, quand l'ovocyte est déjà en désagrégation; mais l'état très normal de la presque totalité des ovarioles oblige à douter s'il ne s'agit pas, dans le détail dessiné, d'une dégénérescence purement individuelle.

Chez des forficules où l'influence des grégarines s'ajoute à l'épuisement sénile, le contenu de tous les ovarioles se montre réduit, au moins parfois, à un amas dégénératif assez complexe, parsemé de blocs ou de granules très colorables, qui parait bien formé pour le fond de cellules épithéliales modifiées.

Cette ruine totale peut être précédée de symptômes qui, se montrant communs à tous les ovarioles d'un même individu, doivent se rapporter à un processus assez général, et semblent prendre de ce chef une certaine importance. Soit comme exemple l'image reproduite FIG. 26*t*. C'est une chambre basale empruntée à une forficule âgée et infestée de nombreuses grégarines, saisie par la dépression durant la reprise du mouvement ovogénétique qui succédait à une dernière ponte, comme on peut le déduire des dimensions des ovocytes de remplacement et de la présence des corps jaunes. Tout un ensemble de particularités y indique un état de réaction nécrobiotique prononcée. L'ovocyte montre çà et là des plages à structure plus estompée, se détachant sur un fond plus riche et plus vigoureux (détail non rendu dans le dessin), des granules très colorables bien distincts des vrais globules vitellins qui ne devaient se montrer que plus tard, des vacuoles paraissant tenir à la dissolution de gouttelettes graisseuses, et enfin des blocs parfois considérables d'une substance hyperchromatique. La cellule nourricière est principalement remarquable par la présence d'une grande vacuole simple ou, exceptionnellement, multiple, dans laquelle on aperçoit fréquemment un léger coagulum, en forme de précipité, qui exclut l'idée d'une production artificielle. Ces vacuoles très spéciales atteignent à peu près la même importance dans tous les ovarioles et correspondent sans doute aux mêmes

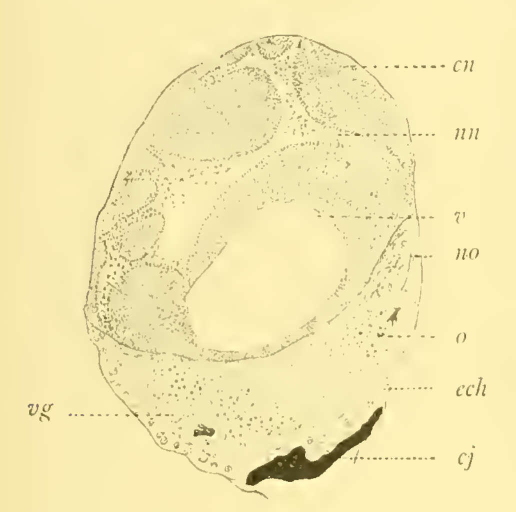


FIG. 26*t* *Forficula auricularia*, début des dégénérescences de la chambre basale qui semblent mettre fin à l'ovogénèse (sénilité compliquée de parasitisme; tous les ovarioles dans le même état). — Gross. : 230.

cj, partie de *corps jaune* (?) ayant retenu un excès de colorant; — *cn*, corps cytoplasmique de la cellule nourricière; — *ech*, épithélium choriogène: — *nn*, noyau de la cellule nourricière; — *no*, noyau de l'ovocyte; — *o*, corps ovoplasmique avec indices de structure necrobiotique; — *v*, grande vacuole à coagulum (réservoir temporaire des produits du catabolisme nécrobiotique (?)); — *vg*, petites vacuoles probablement graisseuses.

perturbations du physiologisme normal. Quant aux cellules épithéliales, tout y est régulier, sauf peut-être une tendance à la vacuolisation qui ne paraît pas proprement maladive et qui pourrait bien s'interpréter comme le résultat d'une sorte d'hypernutrition aux dépens de matériaux abandonnés par l'ovocyte. Rien n'empêche de supposer qu'elles sont appelées à survivre.

Il est à peine nécessaire d'ajouter que, même en admettant pour un cas donné une relation vraie entre l'état de choses correspondant à la FIG. **26***l* et l'état de castration définitive, on ne doit pas s'attendre à ce que toute castration sénile offre à l'observation des images correspondantes. Tout semble indiquer que les désordres dégénératifs entrent en scène à des époques et avec des allures très variables.

D. Examen de quelques données de la littérature sur les dégénérescences non parasitaires dans les gonades.

a. Données sur les dégénérescences précoces.

On a souvent signalé, dans les organes reproducteurs, des dégénérescences précoces atteignant des cellules de la zone germinale. S'il s'agit de vertébrés, P. BOUIN (97) fait remarquer qu'il suffit d'une coupe empruntée à un testicule jeune et d'ailleurs normal pour en obtenir de nombreux exemples; et quant aux hexapodes, cette fraction si prépondérante des invertébrés, BERLESE dit très justement (09, p. 923) qu'elles y sont fréquentes.

KORSCHELT (87*b*), à propos des dégénérescences ovariennes rencontrées dans plusieurs espèces, rappelle que de tels phénomènes avaient été signalés déjà par A. SCHNEIDER (85) et rattachés par lui à la condition sénile de l'insecte, opinion qu'il semble disposé lui-même à adopter.

Il est clair que l'interprétation ne vaut pas pour tous les cas.

Elle ne vaut pas pour l'ovaire de *Dytiscus*, où GIARDINA (01) a trouvé une résorption normale de *rosettes*, intervenant pour une bonne part dans la disposition en série des groupes germinaux survivants.

Elle ne vaut pas pour le testicule de *Leptinotarsa*, où, plus récemment, WIEMAN (10) a décrit des processus dégénératifs portant sur des cellules

épithéliales de l'organe larvaire, qui conduisent à la formation d'une cavité plus tard remplie de spermies mûres et libres (1).

D'ailleurs, à côté des destructions de cette sorte, qui ont leur place marquée dans les processus normaux de l'ovogénèse et de la spermatogénèse, il y en a forcément d'accidentelles, tenant sans doute à de véritables tares congénitales. Des vices de constitution peuvent bien atteindre les cellules comme les organismes et les mettre dans un état d'infériorité qui les condamne à succomber dans les mêmes conditions où d'autres, mieux douées, résisteront et feront souche. Ces nécroses accidentelles se multiplieront d'ailleurs d'autant plus que les conditions de vie seront moins favorables et on pourra voir apparaître dans les chambres jeunes d'un ovaire un état nécrobiotique à peu près généralisé, comme celui qui a été décrit plus haut chez les *Blepharidea* et les *Cyrtophlebia* dont l'existence larvaire s'est écoulée en partie dans des chenilles captives.

La dégénérescence des éléments jeunes est-elle imputable au moins quelquefois à la sénilité de l'insecte? Cela paraît très vraisemblable s'il s'agit de défaillances isolées ou peu généralisées; pourtant les faits remarqués chez les Muscides tendent à faire supposer que l'on devrait alors constater des dégénérescences encore plus abondantes dans les parties plus avancées de la gonade; cela paraît sûr s'il s'agit d'un dépérissement généralisé, comme celui qui s'observe chez les vieilles forficules.

b. Données sur les dégénérescences tardives.

1. Dans le travail qui vient d'être rappelé, KORSCHELT a consacré un article distinct à des anomalies d'ordre pathologique offertes par la chambre basale de certains ovarioles, chez des insectes dont les ovaires étaient, pour tout le reste, normaux. La cause de ces accidents n'a pas été déterminée; l'auteur croit seulement pouvoir exclure la sénilité.

(1) Les cellules dont il s'agit deviennent irrégulières, leur contour se montre comme déchiré et une abondante substance intercellulaire fait penser à une liquéfaction; plus tard ces cellules sont remplacées par des blocs d'un matériel très colorable par l'hématoxyline ferrique et les couleurs basiques d'aniline.

WIEMAN rappelle que de semblables processus ont été signalés par DEMOKIDOF (1902) chez *Tenebrio molitor* et mentionne un autre exemple de dégénérescence normale dans le testicule, celui de l'« Apicalzelle » (diptères, lépidoptères), considérée par GRÜNBERG (1903) comme une cellule nourricière qui, sa fonction accomplie, dégénère en même temps que quelques cellules germinales.

Il s'agit tout d'abord d'un *Reduvius personatus*. KORSCHELT y décrit des faits qui coïncident pour le fond avec ceux que nous venons de retrouver chez *Forficula*, notamment pour ce qui est de la transformation de l'épithélium simple en épithélium stratifié irrégulier. Il y a pourtant une différence : cet épithélium avait, chez l'hémiptère, un caractère dégénératif : « Sie (die Zellen) zeigten ausserdem den Character der Degeneration. Die Epithelkerne färbten sich ungewöhnlich stark, das Zellplasma besass eine faserige Struktur. Zwischen den Zellen traten Lücken » (op. cit., p. 388). Ces indices d'état pathologique ne se sont pas montrés dans les préparations de *Forficula* qui ont pu être étudiées; il est probable qu'ils surviennent aussi dans cette espèce, mais plus tard, et on peut admettre qu'en général ils se montreront à une époque variable, dépendant du degré de vitalité propre des épithéliales.

Chez une autre espèce, *Bombus lapidarius*, l'état de la chambre anomale est décrit comme suit :

« Die Wände grösserer Eikammern von *Bombus* sind für gewöhnlich schwach, nur von einer einschichtigen Epithellage gebildet. Die Wandung wird dicker bei solchen Eikammern, die im Zustand der Degeneration befindlich. Ganz peripher findet man in ihnen eine Schicht regelmässig angeordneter Kerne, nach innen zu dagegen sind dieselben unregelmässig gelagert. Sie färben sich stark und dasselbe thun auch die Dotterkörner, so dass beide kaum von einander zu unterscheiden sind » (op. cit., p. 389).

C'est évidemment le mode de dégénérescence décrit ci-dessus dans la castration nutriciale ou la castration accidentelle de *B. terrestris*. KORSCHELT a très correctement saisi l'état de l'épithélium, qui devient épais et montre des noyaux à diverses profondeurs. Chez *B. terrestris*, les noyaux profonds eux-mêmes n'offrent pas une disposition proprement irrégulière; on a vu qu'ils sont tout au plus distribués comme dans un épithélium intestinal festonné ou, surtout dans le cas où interviennent la phagocytose et l'allongement des cellules en pleine substance ovoplasmique, en files radiales; l'hyperchromasie y est individuelle, l'ensemble de la formation conservant un aspect normal longtemps encore après la résorption complète des résidus de l'ovocyte et des nourricières.

2. E. BICKFORD (95) a signalé et figuré macroscopiquement, chez la fourmi ouvrière, des « gelbe Körperchen » qu'on ne remarque jamais dans les reines. Nous avons vu plus haut que les amas résiduels ainsi désignés ne sauraient être identifiés avec les véritables *corps jaunes* de STEIN. A en

juger par ceux que l'on trouve fréquemment chez les ouvrières de *Bombus*, ce sont des restes de chambres relativement jeunes.

3. Brunelli (04) distingue très justement, chez les hyménoptères sociaux, les ouvrières pondeuses et les ouvrières non pondeuses.

Il ne signale pas de dégénérescences dans les premières.

A propos des secondes il constate que les dégénérescences ovariennes y sont assez fréquentes, et portent aussi bien sur l'ovocyte que sur les nourricières, ses propres résultats à ce sujet *(Polistes gallicus)* confirmant ceux de Bickford (Fourmi). La comparaison avec les reines et les ouvrières ovificatrices l'amène à énoncer que « camera di nutrizione » et « oocite » sont en rapport inverse de développement, dans les deux sortes de pondeuses : dans la reine, la réduction de la chambre (dont le contenu se vide dans l'ovocyte) a pour conséquence un accroissement de volume de l'ovocyte; dans l'ouvrière, l'atrophie de l'ovocyte est en rapport avec le fait que la chambre nourricière ne s'est pas vidée.

Les cas de dégénérescence étudiés dans le présent travail se rapportent, pour ce qui est de *Bombus*, à des individus dont la taille était intermédiaire entre celle des reines et celle des très petites ouvrières stériles, individus qui paraissent par suite devoir être considérés comme des ouvrières pondeuses. L'extrême diversité qui se remarque dans l'ordre d'apparition des symptômes pathologiques ne permet guère d'admettre que toujours la défaillance de l'ovocyte soit commandée par la non-descente des nourricières. Tout y semble dépendre, autant qu'on peut le conclure de l'ensemble des circonstances, d'un épuisement tardif que rien n'empêche de rattacher aux soins nutriciaux.

4. Dubuisson (06) étudie histologiquement, chez *Dytiscus*, la dégénérescence normale des ovules non pondus.

Ce sont les derniers ovules qui sont les premiers attaqués. Les cellules nourricières sont également saisies par le processus dégénératif, mais pas d'une manière nécessaire et, dans l'amas nourricier, certaines cellules sont en retard sur les autres.

La dégénérescence de l'ovule consiste en une fragmentation irrégulière et dans l'apparition d'une hétérogénéité cytoplasmique manifeste (changements chromatiques).

« En même temps les cellules de l'épithélium folliculaire s'agrandissent, puis se divisent, de sorte que l'ovule est bientôt entouré par un épithélium stratifié qui peut en certains points être formé de trois couches de cellules.

Leur protoplasme est granuleux, plus clair que celui de l'ovule. Les noyaux de forme grossièrement ovale ont, en général, leur grand axe dans la direction de celui de la cellule, mais il peut aussi être disposé transversalement.... La position des noyaux est variable. Ils peuvent être tantôt périphériques, tantôt à peu près au milieu de la cellule. A l'intérieur de celle-ci on trouve des morceaux de cytoplasme englobé....

« Les cellules de l'épithélium folliculaire continuent à proliférer, elles continuent toujours de la même façon l'absorption de l'ovule. Mais celle-ci va plus rapidement que la prolifération cellulaire. D'où la formation d'une cavité où le restant du cytoplasme n'est plus représenté que par un coagulum mal défini.

« Quel est le sort ultérieur de ces cellules? Il est assez difficile de le savoir. Il est certain que le tube formé par les cellules phagocytes doit diminuer en épaisseur et en longueur lorsque les cellules ont fini de digérer leurs inclusions et que leurs vacuoles ont disparu. Peut-être même certaines cellules disparaissent-elles, car en certains points, on trouve des noyaux présentant des phénomènes de chromatolyse. Il est fort probable que les cellules restantes se transforment en cellules épithéliales analogues à celles de l'oviducte, les deux cavités entrant en relation l'une avec l'autre » (op. cit., p. 283-285).

Quant aux cellules nourricières, « les premières modifications semblent porter sur le noyau... le cytoplasme se fragmente en masses plus ou moins sphériques.... Les cellules qui enveloppent l'ovule se mettent alors à proliférer, elles entourent chaque fragment qui paraît environné par un mince liséré protoplasmique formé par une ou plusieurs cellules. Sous l'influence de ces phagocytes la cellule nourricière est remplacée par un réseau cellulaire à très larges mailles; dans chaque vacuole se trouve un fragment de cellule » (ibid., p. 285).

Ces extraits permettent d'apercevoir, entre les faits constatés par Dubuisson chez *Dytiscus*, dans le cas de la castration sénile ou « phasique » au sens de Wheeler, et ceux qui ont été sommairement exposés ci-dessus chez *Forficula*, dans le cas de la castration accidentelle, un parallélisme qui serait probablement complet si les deux sortes de phénomènes étaient décrites par le même observateur. La phagocytose demeurerait toutefois plus intense chez le coléoptère. Il est vrai que Dubuisson (avec Metschnikoff) donne le nom de phagocytes à des cellules simplement amoncelées autour d'un corps étranger.

Les vues particulières émises au sujet du sort définitif des cellules épithéliales demanderaient à être confirmées par l'observation. On n'aura pas de peine à admettre que les phagocytes des nourricières « s'écartent plus tard pour permettre à l'oviducte d'atteindre l'ovule sus-jacent » (p. 286); mais on se figure plus difficilement que les épithéliales restées à la place de l'œuf « se transforment en cellules épithéliales analogues à celles de l'oviducte, les deux cavités (de l'oviducte et de l'ovariole) entrant en relation l'une avec l'autre » (p. 285), si l'on se souvient qu'il s'agit de deux sortes de cellules d'origine embryogénique et de destination différentes, et si l'on tient compte du renseignement très positif fourni par *Forficula*, que les épithéliales choriogènes tendent à former un massif compact, nullement un ensemble creusé en manchon dont la paroi irait s'amincissant.

E. La question des invaginations de l'épithélium choriogène.

Il ne sera pas hors de propos d'isoler ici, en raison de son intérêt spécial, une question d'ovogénèse sur laquelle les phénomènes histopathologiques observables dans les cas de castration indirecte peuvent projeter quelque jour, et qui appartient par suite à l'étude de ces phénomènes.

« Eine Oberflächenvergrösserung durch Bildung von Falten an den Innenseite der Follikelepithel von Rhizotrogus solstitialis », tel est l'énoncé de cette question, qui fait l'objet du IV[e] article, dans l'excellent travail de Korschelt (87*b*) si souvent rappelé dans les pages qui précèdent.

La pensée de l'auteur est que l'épithélium folliculaire peut présenter un accroissement superficiel, tendant à mieux assurer la nutrition de l'œuf et donnant lieu à la formation de plis.

Les faits pris comme point de départ sont empruntés à *Rhizotrogus solstitialis*. Dans quelques gaînes ovigères de ce coléoptère — pas dans toutes (¹), — on trouve, principalement parmi les chambres âgées, que l'épithélium forme des invaginations plus ou moins profondes pouvant s'avancer jusqu'au milieu de la masse de l'œuf.

Les raisons qui ont fait interpréter ces invaginations dans le sens indiqué, c'est qu'elles ne présentent rien de pathologique ni d'artificiel et que,

(¹) « In den meisten Fallen sind die Falten nicht vorhanden, d. h die Eier scheinen sich in der Mehrzahl ohne diese Einrichtung zu entwickeln » (op. cit., p. 391).

s'il faut les tenir pour normales, on ne voit pas quelle autre interprétation elles pourraient recevoir. Korschelt trouve une confirmation de son idée dans le fait que la substance de l'œuf se colore plus fortement et offre une structure plus finement granuleuse au voisinage des plis que partout ailleurs; il fait ressortir la grande ressemblance des phénomènes qu'il a vus chez *Rhizotrogus* avec ceux qui ont été signalés par Ray Lankester chez les Céphalopodes.

L'étude du *Rhizotrogus*, reprise dans le laboratoire même de Korschelt par Rabes (00), a donné à cet observateur des résultats confirmatifs des précédents. Rabes n'a vu de plis que chez les œufs jeunes ou moyens, et dans quelques gaines, non dans toutes; il s'arrête à l'idée qu'il s'agit d'un phénomène normal, se plaçant dans la période de grand accroissement, grâce auquel des rapports s'établissent qui sont analogues à ceux que présentent les Céphalopodes (Ray Lankester) et les Sélaciens (Giacomini).

Mollison (04), dans une étude où il s'occupe spécialement de l'activité nourricière de l'épithélium folliculaire, signale chez *Geotrupes stercorarius* et chez *Melolontha*, où ils sont plus rares, des plis qu'il interprète conformément à l'idée de Korschelt comme une « Vergrösserung der ernährenden Oberfläche ».

Soyer (07) retrouve chez un staphylin des plis analogues : « l'enveloppe folliculeuse envoie dans le vitellus une foule de replis profondément invaginés, comme c'est le cas chez les Céphalopodes. Ce phénomène n'avait, je crois, été signalé dans les Insectes que chez le *Rhizotrogus solititialis* (sic) » (op. cit., p. 159).

Le rapprochement entre les figures classiques de Korschelt et celles qui ont rapport aux Céphalopodes et aux Sélaciens (Korschelt et Heider, 02, fig. 176, 177, 178, 190) est assurément très suggestif dans le sens de la théorie admise. On ne peut cependant pas perdre de vue que l'interprétation du savant Professeur de Marbourg met le *Rhizotrogus* et les rares espèces qu'on lui associe, ou plus exactement quelques ovarioles de ces espèces, dans le cas d'une exception [1]. On a quelque peine à comprendre un processus normal qui se présenterait dans de semblables conditions et il convient, avant d'en admettre définitivement la réalité, de s'assurer si les faits répugnent à toute autre explication.

---

[1] Déjà pour Korschelt il s'agissait d'un phénomène tout à fait isolé dans l'ovogénèse, et d'autant plus étonnant « als sie in der Eibildung der übrigen Insekten bis jetzt kein Analogon findet » (op. cit., p. 393). Les observations ultérieures n'ont pas modifié ce caractère.

Berlese (09) a fait observer très justement que les invaginations épithéliales, au lieu d'indiquer nécessairement un processus destiné à augmenter la surface des échanges nutritifs, pourraient bien résulter simplement de ce que la croissance de l'épithélium serait plus rapide que celle de l'ovoplasme. Ce serait déjà une idée à discuter.

Les faits d'histopathologie en suggèrent une autre. Des invaginations de l'épithélium choriogène sont fréquentes chez *Bombus*, au stade du grand accroissement, lorsque l'ovocyte malade ou mort se rapetisse, FIG. **125**, **127**, et là elles sont dues bien certainement en partie au fait que l'enveloppe épithéliale est trop grande pour son contenu actuel, en partie à ce que la musculature propre de la paroi ovariolaire exerce sur elle une action constrictrice.

Les causes qui déterminent l'invagination de l'épithélium peuvent aussi déterminer celle de la membrane vitelline, avant d'y provoquer les contorsions désordonnées dont il a été question. Et dans ce cas il se pourra que l'épithélium et la membrane se plissent en même temps, en demeurant superposés, ou que l'épithélium, par endroits, passe comme un pont sur les plis de la membrane vitelline. C'est précisément à ces dernières conditions que se rapporte la FIG. **129** relative à *Cyrtophlebia ruricola*. La coupe qui a fourni ce dessin contient un grand nombre d'autres chambres dans lesquelles l'ovocyte a été saisi à des stades très divers de la résorption nécrotique et où les invaginations passives de l'épithélium et de la membrane vitelline offrent toutes les modalités indiquées.

Des faits de cette nature posent d'eux-mêmes la question de savoir si, dans le cas des *Rhizotrogus* étudiés par Korschelt et Rabes, ou dans celui des *Geotrupes* observés par Mollison, ces auteurs ont bien écarté l'hypothèse d'un rapetissement accidentel de l'ovocyte. Il y aurait d'autant plus de raisons d'en tenir compte que, d'après ce qui a été dit plus haut à propos de la castration accidentelle de *Bombus*, le rapetissement de l'ovocyte ne se présente pas tout d'abord comme un phénomène nettement pathologique; c'est le symptôme manifestateur d'une lutte dans laquelle l'ovocyte perd du terrain, puisqu'il n'équilibre pas ses pertes, mais qui ne s'accompagne pas encore de modifications structurales bien saisissables; il pourrait même comporter un relèvement, suivant toute vraisemblance, si les conditions devenaient meilleures.

F. Résumé comparatif, conclusion.

1. *Castration parasitaire dans les deux sortes de gonades.* — Les dégâts soufferts par les deux sortes de gonades, dans les espèces étudiées, offrent des indices d'un parallélisme réel : les régions où siègent les cellules sexuelles jeunes (gonies et cytes jeunes) sont les moins éprouvées; les désordres les plus graves surviennent à des époques d'accroissement particulièrement rapide (période d'accroissement proprement dit pour le spermatocyte I, période avoisinant la formation de la membrane vitelline pour l'ovocyte I); les cellules épithéliales (cellules de cyste, cellules choriogènes et cellules épithéliales des chambres à nourricières), aux stades avancés de leur dégénérescence, expulsent assez généralement leurs noyaux et ceux-ci, devenus libres, subissent une série de modifications très analogues.

Mais le parallélisme est bien près d'être masqué par des différences qui se rattachent immédiatement aux deux formes opposées de la sexualité. La manière d'être des cellules nourricières, spéciales à l'ovaire, les altérations connexes avec les divisions maturatives et avec la spermiogénèse, spéciales au testicule, introduisent d'importantes divergences; les épithéliales elles-mêmes n'offrent pas dans la gonade mâle la même résistance vis-à-vis des influences nocives que dans la gonade femelle; on a essayé d'en donner une certaine explication en partant du fait que l'enveloppe cystique, à l'époque où ses éléments se montrent particulièrement labiles, semble avoir été mise par la croissance de la colonie des spermatocytes dans un état violent de distension, dans lequel la rareté relative des noyaux, au sein d'un cytoplasme commun pelliculaire, peut bien entraîner des irrégularités dans les échanges nutritifs.

2. *Castration parasitaire et castration non parasitaire dans la gonade femelle.* — Les faits décrits permettent une comparaison assez détaillée, chez *Bombus*, entre les vieilles reines en état de castration parasitaire et les ouvrières pondeuses en état de castration probablement nutriciale. Les processus qu'on y observe coïncident sur plusieurs points :

a. Les ravages les plus accentués sont ceux qui portent sur les ovocytes âgés, où la membrane vitelline vient de se former.

b. Avant de montrer des altérations nettement nécrotiques, l'ovocyte

prend généralement une structure alvéolo-réticulée qui semble assez caractéristique de la dépression ovocytaire (KNOCHE).

c. L'ovocyte nécrosé subit un pétrissage mécanique dans lequel la membrane vitelline, si elle était déjà formée, est chiffonnée et souvent brisée en morceaux qui se mêlent à la substance dérivée de l'ovoplasme.

d. Les nourricières sont sujettes à une dégénérescence n'ayant rien de commun avec leur destruction physiologique; le phénomène débute par des altérations du cytoplasme et finit par une fragmentation.

e. Les épithéliales, surtout celles de la chambre ovocytaire (choriogènes) sont les éléments de beaucoup les plus résistants; très souvent elles survivent à la destruction des cellules de la lignée sexuelle; elles phagocytent ou ne phagocytent pas.

On peut relever quelques différences d'ordre très secondaire et qui ne se montreront probablement pas constantes :

a. La masse ovoplasmique paraît avoir de la tendance à se fragmenter de bonne heure dans la castration parasitaire, et à se résorber telle quelle dans la castration nutriciale.

b. Les nourricières ont offert, dans la castration parasitaire, toute une série de phénomènes non retrouvés dans la castration nutriciale; etc.

Mais il est manifeste que les remarques des auteurs, notamment de GIARD et BONNIER (87), au sujet de l'extrême diversité des faits de castration parasitaire, conservent ici tout leur à-propos : des particularités on ne peut plus marquées dans tel cas déterminé ne reparaîtront pas toujours dans les cas similaires.

3. *Conclusion.* — Si l'on prend l'appellation de castration parasitaire au sens large, pour les dommages indirects subis par les gonades et pour tout l'ensemble des modifications connexes ou simplement concomitantes, nous avons déjà vu au chapitre précédent que tout, dans le matériel étudié dans le présent travail, y paraît explicable par un simple affaiblissement de l'organisme.

Si l'appellation est prise au sens plus strict de la réaction histopathologique des gonades, nous trouvons ici que les phénomènes coïncident, à des différences secondaires près, avec ceux qui sont déterminés par d'autres causes de faiblesse et en particulier par le détournement nutritif en jeu dans la castration nutriciale. Il est naturel d'en conclure avec NEWPORT que le parasite agit aussi par accaparement de matériaux ou de réserves alimentaires. C'est dire que la castration parasitaire n'a rien de spécifique.

Ainsi se trouve confirmée par la cytopathologie la conclusion déjà formulée par WHEELER (10) d'après la morphologie.

Dès lors on peut se demander s'il n'y a pas lieu de retoucher, dans le sens de cette même idée, le tableau dans lequel le distingué biologiste a systématisé les diverses espèces de castration.

On se rappelle que, la castration « surgical » ou directe mise à part, WHEELER (op. cit., p. 396) distingue, dans la castration indirecte qui reste, deux espèces : la *castration physiologique*, ayant pour cause une insuffisance nutritive, et la *castration parasitaire*.

Or celle-ci, incluant comme facteur unique (insectes) ou au moins principal (crustacés) l'affaiblissement par détournement nutritif, rentre dans la castration physiologique, dont elle ne peut constituer qu'une sous-division. Par contre il faut, à côté de la castration physiologique, faire une place pour des formes de castration qui n'ont rien à voir avec le rationnement nutritif, ou qui relèvent de causes simplement indéterminées. La castration physiologique comprendrait à son tour plusieurs modalités qu'il y a tout avantage à distinguer en rappelant la cause particulière de l'épuisement. On aurait ainsi le tableau suivant :

Castration indirecte (sans lésion traumatique)
- 1° par insuffisance nutritive :
  - c. *parasitaire* (GIARD),
  - c. *alimentaire* (EMERY),
  - c. *nutriciale* (MARCHAL) (1),
  - c. *phasique* (WHEELER), comprenant la castration par épuisement sénile;
- 2° par une influence directement nuisible aux éléments anatomiques :
  - c. *intoxicale;*
- 3° par une influence indéterminée :
  - c. *accidentelle.*

(1) Les dénominations de *castration alimentaire* et de *castration nutriciale* sont prises dans leur sens original, réserve faite de la question de savoir si les influences de milieu qu'elles rappellent (causes somatogènes) présupposent ou non des modifications germinales (causes blastogènes). Ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans les discussions théoriques soulevées autour de faits d'observation relativement simples, en vue de trouver une explication des castrations, chez les insectes sociaux.

A propos de l'élevage des larves invoqué par MARCHAL pour expliquer l'origine des ouvrières chez les guêpes, il convient de rappeler l'élevage simultané des larves femelles de la colonie et des larves étrangères de *Lomechusa*, mis en avant par WASMANN pour rendre compte de l'origine des pseudogynes chez les fourmis [WASMANN : *Ueber die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen bei Ameisen* (Biol. Centralbl., 1895); — *Neue Bestatigungen der Lomechusa-Pseudogynen-Theorie* (Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1902); etc.].

NOTE ADDITIONNELLE.

Quelques observations de caryopathologie.

L'important travail de P. Bouin (97) sur les phénomènes cytologiques anormaux dans le tube séminifère se termine par des considérations générales tendant à mettre en relief « la dissociation des processus organiques » dans la cellule. C'est un chapitre de biologie générale bien documenté bibliographiquement, où l'auteur rappelle que le noyau et le cytoplasme réagissent individuellement contre la nécrobiose, qu'ils peuvent être isolés physiologiquement ou matériellement par voie expérimentale et continuer de vivre en cet état durant une période plus ou moins prolongée.

Dans le même ordre d'idées, le matériel étudié à l'occasion du présent mémoire et du mémoire précédent fournit un certain nombre de données propres à faire ressortir la vitalité et l'autonomie relative qui caractérisent spécialement le noyau [1]. Bien que la plupart aient été mentionnées déjà plus ou moins sommairement au cours des descriptions, il ne sera pas inutile d'en faire ici l'objet de quelques remarques plus directes.

a. Dans beaucoup de dégénérescences, le noyau est rendu libre par la désagrégation du cytoplasme et survit plus ou moins longtemps.

C'est la réalisation pathologique mais spontanée des conditions obtenues artificiellement dans les expériences de Acqua sur les noyaux polliniques, de Hofer, Verworn... sur les noyaux des protozoaires.

Les résultats les plus nets s'observent sur les épithéliums, notamment sur l'épithélium des chambres ovocytaires ou nourricières, et sur son homologue, la paroi de cyste; les cellules musculaires larvaires en fournissent

[1] Il est à peine besoin de dire que l'autonomie et la vitalité dont il s'agit ici ne doivent pas être entendues dans un sens trop absolu. Suivant la formule très exacte de Wilson (00), le noyau de même que tout autre organe cellulaire n'est qu'une différenciation locale d'un substratum structural unique, « local differentiation of a common structural basis » (p. 327). Et la cellule elle-même, envisagée comme partie d'un organisme pluricellulaire, n'a de son côté qu'une vie subordonnée, et constitue « a localized area of activity, provided it is true with the complete apparatus of cell-life, and even capable of independent action within certain limits, yet nevertheless a part and not a whole » (ibid., p. 58).

aussi de remarquables. Ces derniers éléments sont différenciés, il est vrai, mais seulement dans une partie du corps cytoplasmique, le spongioplasme nucléifère conservant les attributs des cellules jeunes peu différenciées.

La survie est d'autant mieux caractérisée et d'autant plus durable que le noyau est libéré dans un état de plus complète intégrité et tombe dans un milieu plus favorable. Un cas très instructif à cet égard est celui des noyaux rendus libres dans les dégénérescences individuelles qui surviennent fréquemment dans l'épithélium choriogène, avant la formation des enveloppes de l'œuf.

Ces noyaux se détachent ordinairement de l'épithélium tout à fait inaltérés, à en juger par comparaison avec les noyaux en place, et tombent en plein dans l'ovoplasme, dont ils semblent partager les conditions nutritives; ce sont les noyaux de Blochmann. Dans cette situation intra-ovoplasmique ils évoluent tout un temps suivant des processus qui n'ont rien de dégénératif; ils ne siègent pas en des points quelconques, comme feraient des enclaves inertes, mais à la périphérie, comme la vésicule germinative elle-même, dans une zone où les conditions respiratoires sont meilleures; ils peuvent grossir et se diviser en passant par toutes les phases d'une acinèse normale. Mais si, au lieu d'être reçus dans l'œuf, ces mêmes noyaux tombent dans le cytoplasme d'une nourricière, ainsi que cela s'est rencontré chez des *Bombus* sphérularisés, nous avons vu que leur vitalité fléchit aussitôt.

Dans les dégénérescences en masse des épithéliums ou des parois de cyste, décrites à propos de la castration parasitaire, les phénomènes nucléaires sont tout autres dans l'apparence, mais identiques dans le fond. Ce qu'il y a de spécial ici c'est que, au moment de la désagrégation des corps cytoplasmiques, un grand nombre de noyaux sont manifestement morts (pycnose, teinte sombre), ceux qui survivent se trouvant dans un état de réaction nécrobiotique plus ou moins voisin de la nécrose. Ces derniers toutefois manifestent encore leur vitalité par des changements de forme qui semblent être assez caractéristiques d'un état de souffrance, dans un grand nombre de cellules, et surtout par une tendance à des divisions directes qui reproduisent de trop près les processus typiques d'une acinèse ordinaire pour n'être que des fragmentations cadavériques.

Même chose à dire des dégénérescences de la fibre musculaire larvaire directement parasitée, ou simplement comprimée par le parasite. On a vu dans le mémoire précédent (Pantel, 10) que la dégénérescence de la fibre

comporte successivement l'altération de la structure, la liquéfaction du sarcoplasme et du spongioplasme, puis la mise en liberté des noyaux. Ceux-ci subissent une tuméfaction ordinairement très grande et tendent à se diviser par étranglement, ainsi que le montre la FIG. 44 (*Vanessa urticæ* parasité par *Sturmia pupiph.)*. Le processus, il est vrai, porte sur des noyaux dont le réseau chromatique est totalement résous en petites mottes ou en granules et le nucléole indistinct, qui pourraient de ce chef être interprétés comme noyaux morts; pourtant, le rapprochement avec les noyaux encore en place, dans les zones de transition et aux stades où la tuméfaction est peu prononcée, inclinent plutôt à leur reconnaître un reste de survie.

Il est impossible de parler de dégénérescence pathologique, dans la cellule musculaire larvaire, sans réveiller le souvenir des controverses soulevées au sujet de sa dégénérescence physiologique, dans la métamorphose. Ce n'est pas le cas ici, à propos d'une simple note, d'entrer à cet égard dans les détails. Qu'il suffise de rappeler que, parmi les travaux très multipliés consacrés à l'étude de cette question d'après les Muscides, deux des plus remarquables et de date récente (MERCIER, 06, CH. PÉREZ, 10) concluent à une intervention phagocytaire de la part des amibocytes circulants. Rien de pareil dans les dégénérescences pathologiques dont il s'agit ici ; la conservation du sarcolemme et surtout la transformation graduelle des structures, depuis les noyaux en place jusqu'aux noyaux libres, ne permettent pas d'hésiter sur l'origine et la signification de ces derniers.

b. Dans un certain nombre de dégénérescences, le noyau paraît lutter pour son intégrité et se protéger par l'élaboration d'une épaisse membrane.

Nous emprunterons aux noyaux musculaires dont il vient d'être question, et aux noyaux de l'épithélium tégumentaire des larves de Muscides quelques données observables à frais, qui semblent conduire à cette conclusion.

Lorsque, après avoir rapidement extirpé une cellule musculaire de chenille en état de dégénérescence parasitaire, on en crève le sarcolemme distendu, on voit diffluer un magma très coulant où flottent des noyaux à divers degrés d'altération, mais ayant ce caractère commun d'être entourés d'une membrane à double contour remarquablement épaisse, FIG. 44. Cette membrane étant sensiblement plus forte que celle des noyaux sains et ne pouvant guère dériver du cytoplasme, lequel est depuis longtemps en déliquium, semble par exclusion devoir être attribuée au caryoplasme; elle prend, vu les circonstances, la signification au moins vraisemblable d'une manifestation défensive.

Le caractère défensif de ces membranes nucléaires épaissies devient presque manifeste dans certains cas de dégénérescence lente et comme ménagée. Une larve primaire de *Tach.* V. ayant été extraite d'une chenille et introduite de force dans une autre, au moyen d'un tube effilé, fut, sept jours après, trouvée morte, la plus grande partie des organes internes désagrégés et digérés par des bactéries. Comme il n'existait pas de lésion extérieure, au moins apparente, il est à supposer que ces bactéries préexistaient dans le canal digestif et que, les parois de cet organe détruites, elles avaient envahi successivement les autres. L'épithélium cutané avait été attaqué à son tour. Or, tandis que les corps cytoplasmiques y étaient remplacés presque en entier par un monceau très dense de bactéries mobiles, les noyaux se montraient complètement indemnes, à l'intérieur d'une membrane remarquablement épaisse; leur réseau chromatique était seulement ramassé en un corps central grossièrement granuleux, incluant un gros nucléole ou le laissant de côté, FIG. **45**, le tout rappelant l'aspect d'une petite cellule plasmolysée.

Envisagés dans leur signification générale, ces faits ne sont pas sans analogie avec ceux qui ont été signalés par KLEBHAN (92) chez une algue, *Œdogonium Boscii*, parasitée par un champignon du genre *Lagenidium*. Malgré la présence du champignon dans une cellule, la division du noyau peut continuer quelque temps de se faire, sans qu'il y ait toutefois cloisonnement, et l'on a à un moment donné un syncytium filamenteux entièrement vidé par un bout, encore vivant par l'autre, où se trouvent les noyaux et un reste de cytoplasme : c'est la vie ayant abandonné une région du corps végétatif syncytial pour se localiser dans une autre. Dans le cas des cellules épithéliales de la larve de mouche, c'est la vie abandonnant le cytoplasme entier pour se retirer dans le noyau.

c. Dans tous les cas, la survie des noyaux est temporaire et se termine fatalement par la nécrose.

Il n'y a pas lieu d'insister sur cette dernière remarque, dont le but est de constater en passant que les noyaux libres dont il est question dans cette note ne montrent aucune tendance à se transformer en cellules complètes, comme le voudrait une opinion souvent mentionnée dans la littérature, soit à propos des métamorphoses (noyaux musculaires devenant de nouvelles cellules musculaires ou même des trophocytes), soit à propos de formations pathologiques diverses (noyaux néoplasiques devenant des leucocytes).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS PRINCIPALES.

I. Enveloppes de l'œuf et leurs dépendances.

Membrane vitelline.

1. On trouve dans l'œuf mûr des Muscides, au-dessous d'un chorion généralement mince mais ouvragé, rigide et cassant, une pellicule à peu près sans structure, souple, non adhérente au chorion, généralement adhérente à l'ovoplasme, dont le développement n'a jamais été étudié, mais qui, dans son état définitif, est connue depuis Meissner sous le nom de membrane vitelline (Meissner, Weismann, Henking, Korschelt et Heider, Packard, etc.).

2. Il apparait de bonne heure, entre l'ovocyte et les cellules choriogènes, une couche de substance brillante, homogène, qui augmente rapidement d'épaisseur, mais pour diminuer ensuite en se condensant, tandis que le chorion ouvragé se constitue au-dessus d'elle, et qui devient la pellicule dont il est question sous le n° 1; son interprétation comporte de sérieuses difficultés.

3. Cette couche précoce et condensable peut être considérée comme choriale et c'est alors l'*endochorion* de Korschelt, récemment accepté par Gross; une telle manière de voir a l'avantage d'expliquer très naturellement les caractères et les circonstances de la première apparition de la pellicule, d'expliquer en particulier les indices de structure qu'elle offre assez souvent; elle entraîne comme conséquence la nécessité de nier la membrane vitelline chez les Muscides, où Korschelt lui-même la montre, à maturité, et qui ont servi à Meissner pour affirmer l'existence de cette formation dans l'œuf des insectes en général.

4. La même couche peut être envisagée comme membrane vitelline jeune, et c'est la position adoptée de préférence dans le présent travail; on a ainsi l'avantage de ne pas placer l'œuf des Muscides (et de beaucoup

d'autres insectes) dans une exception et de ne pas bouleverser la nomenclature des enveloppes dans l'œuf adulte; on n'évite pas de sérieuses difficultés faites par des indices d'une duplicité structurale tendant à faire admettre en même temps une zone choriale et une zone ovoplasmique.

5. Les inconvénients inhérents à cette seconde manière d'interpréter disparaissent à peu près, *à condition de voir dans la membrane en litige une production d'origine mixte*, à la fois épithéliale et ovocytaire (GROSS reconnaît que l'intervention des cellules épithéliales dans l'élaboration de la membrane vitelline ne lui paraît pas absolument écartée). Une telle façon de voir paraît seule capable d'expliquer cette double circonstance : 1° que l'ovocyte n'est jamais recouvert par la couche litigieuse là où il n'a pas le contact des épithéliales, 2° que les épithéliales ne montrent jamais la couche litigieuse au-dessous d'elles là où elles n'ont pas le contact de l'ovocyte; elle permet d'entrevoir que les deux influences causales pourront, suivant les cas : 1° fusionner si bien leurs effets et les compenser que la couche en question se présente avec les caractères d'une pellicule absolument simple, sans qu'il soit possible de lui attribuer une des deux origines plutôt que l'autre; 2° laisser voir des indices qui s'interprètent mieux dans l'idée d'une origine épithéliale ou au contraire d'une origine ovocytique; 3° dissocier leurs effets de manière à laisser reconnaitre une zone externe dont les caractères soient ceux d'une couche choriale et une zone interne dont les caractères passent graduellement à ceux de l'ovoplasme. Toutes ces possibilités paraissent réalisées; seulement, dans les cas de duplicisme, on ne trouve jamais que la zone interne soit distincte de l'ovoplasme autrement que par des séries de minuscules vacuoles, si bien que, prise seule, elle ne pourrait être envisagée comme une couche d'ovoplasme différenciée et durcie en vue de la protection (cas de certains *Syrphidæ* chez les diptères, d'*Eumenes nidulator* chez les hyménoptères).

6. Toute controverse à part, il faut relever dans la formation dont il s'agit des caractères très différents à l'état jeune et à l'état de maturité : épaisse, inégale, visqueuse, souvent bulleuse, quelquefois grossièrement structurée peu de temps après son apparition, elle diminue d'épaisseur, se régularise et s'homogénéise par condensation graduelle; les accidents structuraux qu'on y observe peuvent être influencés dans leur distribution par les cellules épithéliales, mais ils ne donnent jamais naissance à la structure régulière qui caractérise les enveloppes choriales.

Chorion.

7. Chez les espèces à chorion mince (développement intra-utérin, au moins en grande partie), le chorion est formé de deux pellicules limitantes solidarisées par un système de très courts piliers; la base des piliers, par laquelle ils sont en continuité avec la limitante externe, peut être très petite et arrondie (d'où l'aspect ponctué des coques fines), ou relativement grande et de contour quelconque; lorsque la limitante externe augmente d'épaisseur, sa perméabilité est assurée par l'existence de pores s'ouvrant dans le système d'interespaces qui règne autour des piliers.

8. Dans le cas des coques très épaisses (œufs à développement extra-utérin collés sur le corps de l'hôte) la structure est réductible au même type, seulement les piliers sont très allongés, très irréguliers et fréquemment soudés latéralement par places; ils forment ensemble une sorte de végétation touffue; la limitante interne est très délicate et presque entièrement représentée par les pieds épatés des piliers.

9. Le système des piliers est noyé, au moment de sa formation, dans une substance liquide ou semi-liquide; leur développement, autant qu'on peut en juger par la colorabilité, progresse de la limitante interne (définie par rapport à l'œuf) à la limitante externe.

10. Les termes *exochorion*, *endochorion* (Leuckart, Korschelt) n'ayant pas eu et n'ayant pas pour tous les auteurs la même signification (l'*endochorion* est tantôt la limitante interne du chorion [Henneguy, Berlese, Packard], tantôt la membrane séparable et condensable, interprétée dans l'œuf mûr comme membrane vitelline [Korschelt, Gross]), il semble que la précision du langage n'ait qu'à gagner à leur abandon définitif; ils ne sont d'ailleurs pas nécessaires : des termes généraux comme ceux de zone externe et zone interne du chorion peuvent suffire aux exigences des descriptions.

11. La théorie des canaux-pores (Leydig) revient à considérer le chorion comme une masse de chorionine, comparable, au point de vue de son développement, à la dentine des vertébrés, et parcourue par des canalicules correspondant aux canalicules dentaires; l'analyse des images oblige à considérer les cavités intrachoriales comme des interstices existant entre des piliers solides : c'est une conception essentiellement différente.

Régions adhésives du chorion.

12. Lorsque l'œuf doit être fixé sur un support dans une attitude déterminée et par sa face ventrale, comme c'est le cas ordinaire, l'adhésion est préparée de bonne heure par un travail complexe, imputable en partie à l'œuf, en partie à l'organe maternel.

13. La part de l'œuf consiste, dans ce qu'elle a de plus saisissable, en un aplatissement local, dont le mécanisme, autant qu'il peut être conjecturé d'après la manière d'être des cellules épithéliales, dont la forme, à partir d'une certaine époque, est solidaire de l'accroissement de l'œuf, réside dans un ralentissement local de la croissance; il faut y ajouter sans aucun doute tout un jeu de stimulus internes par lesquels l'œuf agit sur les choriogènes et influence leur physiologisme.

14. La part de l'organe maternel peut comporter une modification morphologique des cellules choriogènes ventrales, très accusée dans quelques types *(Nemorilla*, surtout *Gymnosoma);* elle comporte toujours une modification physiologique : il y a à un moment donné substitution brusque d'une modalité à une autre dans le travail des cellules ventrales (formation d'une couche homogène au-dessus de la zone ouvragée), tandis que les dorsales continuent jusqu'à épuisement à travailler suivant le mode ordinaire; la couche de substance homogène peut être très haute et creusée d'alvéoles comparables à ceux d'un gâteau d'abeilles *(Gymnosoma);* les cellules épithéliales chorionisent dans ce cas par une partie de leur contour latéral en même temps que par leur tête, et subissent d'importantes modifications dont la rétraction des noyaux d'abord et puis du cytoplasme constitue les phases les plus remarquables; la substance homogène est collante par elle-même, avant dessiccation, ou devient telle par dépôt d'un dernier produit de sécrétion des cellules épithéliales.

Pédoncule fixateur de « Carcelia ».

15. Le pédoncule allongé de *Carcelia*, type d'un assez grand nombre d'excroissances choriales servant à fixer l'œuf en situation dressée *(Œstridæ*, divers hémiptères), diffère totalement par son mode de formation d'autres appendices allongés dépendant du chorion, tels que les *rayons* de *Ranatra* ou de *Nepa*. Au lieu d'être formé par un petit nombre de cellules profondé-

ment modifiées dans leur noyau et leur cytoplasme, il est l'œuvre en commun d'un grand nombre de cellules d'un caractère assez banal.

16. L'ensemble de ces cellules commence à se remarquer sous la forme d'une plage épithéliale haute, se surélevant bientôt en un cône dans l'axe duquel apparaît l'appendice; les cellules s'allongent beaucoup, surtout dans leur région apicale, et s'arcboutent en dehors, comme si leur apex était entraîné dans un mouvement ovifuge; ce changement d'orientation, aussi bien que les autres circonstances de la formation de l'appendice, paraissent être conditionnés par des phénomènes de multiplication et de croissance cellulaire, accomplis dans des conditions déterminées de vitesse et de localisation; le bouton terminal est rendu collant grâce à une dernière spécialisation du physiologisme propre des cellules formatrices.

Appendice suspenseur des Eumenidæ.

17. Le pédoncule de *Carcelia*, sur lequel l'œuf est soutenu comme sur une colonne rigide, aide à interpréter l'excroissance courte, trapue, terminée par une masse de substance filante, qui sert à suspendre l'œuf des *Eumenidæ*.

18. Chez *Odynerus nidulator*, la matrice choriogène de l'excroissance est une grande boursouflure étranglée à sa base; le col est la partie formatrice de l'excroissance solide, la poche celle de la substance filante; l'intérêt particulier de cette dernière région consiste en ce que la matière filante ne semble pas pouvoir y être envisagée autrement que comme un produit de transformation sur place de toute la partie distale des corps cytoplasmiques; le fait tend à faire admettre, au moins comme justifiées dans certains cas, d'anciennes vues sur la formation des coquilles ou des cuticules, peut-être plus démodées qu'inexactes.

» Eistigma » des Pédiculides et des Mallophages.

19. En prenant pour base la description et les dessins de Gross, on ne peut manquer de reconnaître une étroite parenté de structure et d'origine entre l'organe considéré par Graber comme respiratoire, chez les Pédiculides, et la couche en gâteau d'abeilles de *Gymnosoma*; dès lors, la signification sûrement établie de celle-ci peut servir à fixer la signification demeurée

jusqu'ici problématique de celui-là : il s'agit d'un organe de fixation (LEUCKART).

Appareil micropylaire chez les Entomobies.

20. Chez les Muscides entomobies, l'appareil micropylaire comprend : 1° l'entomicropyle, dépendant de la membrane vitelline (perforation ou point de moindre résistance, avec zone environnante plus ou moins modifiée par rapport à l'ensemble de l'enveloppe); 2° l'ectomicropyle ou micropyle proprement dit, dépendant du chorion (perforation médiane avec zone environnante toujours modifiée); 3° le conducteur micropylaire, formation à part occupant le pertuis ectomicropylaire et se projetant d'ordinaire au dehors sous la forme d'une masse muqueuse, de forme allongée ou écrasée.

21. Dépendance de la membrane vitelline, l'entomicropyle est l'œuvre en commun de l'ovocyte et des cellules épithéliales, surtout d'une catégorie de cellules épithéliales qu'il convient de désigner sous le nom de *cellules micropylaires;* le conducteur est formé en très grande partie par les cellules micropylaires, accessoirement et complémentairement par les cellules choriogènes voisines; l'ectomicropyle provient très principalement des cellules choriogènes ordinaires, dans quelques cas des cellules micropylaires *(Carcelia).*

22. Les cellules micropylaires présentent chez les *Muscidæ* les mêmes caractères que chez les *Syrphidæ*, où elles ont été découvertes par GROSS; appartenant à la chambre nourricière par leur habitat originel, elles viennent à un moment donné se placer au pôle antérieur de l'œuf où elles forment un îlot d'abord isolé, qui est bientôt rejoint par les bords de l'épithélium périovocytaire.

23. L'entomicropyle commence à se montrer entre les micropylaires et l'ovocyte, à une époque où la membrane vitelline a déjà une épaisseur considérable dans toutes les parties qui correspondent aux choriogènes ordinaires; il apparaît comme une partie isolée de la membrane vitelline, qui rejoint bientôt le reste et prend, en général, une épaisseur très prédominante; cette partie, souvent déprimée vers l'ovocyte et limitée par des surfaces inégales, porte parfois au milieu un épaississement arrondi proéminant dans l'ovoplasme *(Carcelia);* il existe un pertuis central complet, ou incomplet, ou tout à fait indistinct; ce pertuis peut être complet lors de sa première apparition et partiellement oblitéré plus tard *(Carcelia).*

24. Le développement du conducteur est contemporain de celui de l'entomicropyle et précède celui de l'ectomicropyle; c'est à l'origine un large cône formé par les régions distales des micropylaires et des choriogènes ordinaires qui les entourent immédiatement; ce faisceau a son sommet au milieu de l'entomicropyle; sa structure, nettement réticulo-fibrillaire et radiée à l'origine, va s'oblitérant progressivement jusqu'à faire place finalement à un état homogène; sa consistance est alors visqueuse et il peut s'étirer en fil lorsque l'entomicropyle se déprime sur l'ovoplasme en l'entraînant; des apparences assez fréquemment observées tendent à y faire admettre l'existence d'un tunnel axial simple ou multiple; dans l'œuf pondu, le conducteur peut se conserver longtemps.

25. L'ectomicropyle est la dernière partie en date de l'appareil micropylaire; il est superposé à l'entomicropyle sans lui être généralement soudé.

26. Chez *Compsilura*, où le chorion demeure très délicat et à peu près homogène, l'orifice ectomicropylaire apparaît comme une solution de continuité beaucoup plus large que l'orifice entomicropylaire, réservée dans la pellicule choriale, autour du conducteur; la pellicule augmente un peu d'épaisseur autour de l'orifice et se charge de reliefs peu prononcés.

27. Chez *Fausta*, où le chorion est mince, mais nettement structuré, l'orifice ectomicropylaire est encore très large et se constitue comme chez *Compsilura;* il se développe autour de lui des crêtes dont la plus interne penche en dedans et forme avec le bord propre de l'orifice une gorge anfractueuse, très propre à soutenir la substance molle du conducteur.

28. Chez *Carcelia*, où le chorion est beaucoup plus épais que chez les espèces larvipares, et où il n'existe pas de conducteur bien distinct, l'ectomicropyle est d'un type particulier : une cavité creusée dans l'épaisseur du chorion est surmontée en dehors d'une voûte arrondie, perforée d'un certain nombre de pores et limitée en dedans par un plancher qui est une pellicule mince, homogène, unie à l'entomicropyle par une faible quantité de substance plus légère, granuleuse; on peut admettre que les cellules micropylaires, dont il faut ici dériver l'ectomicropyle, ont donné naissance à cette formation relativement compliquée par le mécanisme des changements brusques de physiologisme déjà rencontrés dans le développement des surfaces adhésives : tandis qu'un anneau de cellules correspondant à la paroi latérale de la cavité formait constamment du chorion homogène et consistant, les cellules intérieures élaboraient successivement la matière con-

sistante du plancher, la matière équivalemment liquide qui remplit la cavité et finalement la matière consistante de la voûte; la substance de remplissage peut être tenue pour l'équivalent d'un conducteur micropylaire très réduit.

Appareil micropylaire chez les Muscides communes à larves créophages.

29. Chez *Calliphora* et *Lucilia* il existe des cellules micropylaires qui, après avoir constitué un îlot isolé, au pôle antérieur de l'ovocyte, sont rejointes par les cellules latérales et deviennent partie constitutive de l'enveloppe générale; cette enveloppe a, dans toute la région antérieure, une allure plus régulière que chez les Entomobies.

30. L'entomicropyle se présente, chez *Calliphora*, comme une région modérément épaissie de la membrane vitelline; chez *Lucilia*, comme une région épaissie, renforcée intérieurement par une saillie convexe du côté de l'ovoplasme, et creusée extérieurement d'une petite cavité, reste, suivant toute vraisemblance, d'un pertuis originel.

31. La région micropylaire du chorion est sensiblement déprimée en une large cuvette à surface assez inégale, percée d'un orifice médian relativement large *(Lucilia)*, ou hérissée de filaments qui se montrent plus distincts et plus longs au milieu, où ils s'écartent en laissant libre un orifice très étroit *(Calliphora)*.

32. Le conducteur est bien développé; il paraît se former assez tardivement après l'ectomicropyle.

Pénétration des spermies.

33. Dans le cas des espèces à incubation intra-utérine on observe, attachés à l'appareil micropylaire, des paquets enchevêtrés de filaments spermiens qui ont le même aspect dans les œufs jeunes, venant de passer sous les spermathèques, et dans les œufs près d'éclore, où la larve est entièrement formée et remuante; dans l'œuf jeune ces filaments peuvent appartenir à des spermies en voie de pénétration; dans l'œuf âgé ils ne peuvent être interprétés que comme des flagelles détachés de spermies introduites, ou de spermies entièrement contenues dans l'appareil micropylaire à titre d'éléments échoués; la richesse souvent considérable des en-

chevêtrements, comparée au nombre restreint de spermies entrées (HENKING), oblige à admettre de nombreux arrêts dans le micropyle.

34. L'arrêt survenu à un moment donné dans la progression de certaines spermies ne semble pas pouvoir s'expliquer par les répulsions des sphères spermiennes, telle qu'elle est mise en avant par RÜCKERT à propos de la polyspermie chez les Sélaciens; il peut tenir pour une part à ce que certaines spermies, moins vigoureuses, succombent avant l'achèvement du forage; il semble néanmoins exiger une cause plus générale, que l'on peut concevoir comme une sorte d'inhibition due aux modifications caryotactiques consécutives à la transformation en pronucléus de la spermie efficace, ou à sa copulation.

Chorion en tant que porteur du système respiratoire non différencié de l'œuf et de l'embryon.

35. Grâce aux petits espaces compris entre les travées de chorionine, le chorion constitue une cloison perméable (partie moléculairement, partie massivement) aux liquides aérés et aux gaz en nature, à travers laquelle se font les échanges respiratoires avec le milieu; tant qu'il demeure imbibé des liquides interstitiels qui remontent à sa formation, la respiration a lieu par les gaz dissous, mais ces liquides aérés sont remplacés à un moment donné par de l'air en nature *(pneumatisation)* et la respiration se fait à partir de ce moment comme chez les organismes aériens.

36. La pneumatisation survient non seulement chez les œufs directement exposés à l'air, mais aussi, dans le cas des espèces ovilarvipares ou larvipares, chez ceux qui baignent dans les humeurs maternelles; elle semble relever principalement d'une double cause agissant simultanément : d'une résorption locale du liquide originel qui détermine l'appel d une nouvelle quantité de liquide neuf, et d une utilisation d oxygène assez rapide pour fonctionner équivalemment comme un vide relatif, en amenant la gazéification de l'oxygène dissous apporté par le liquide aspiré.

37. L'interprétation est applicable à la pneumatisation des jeunes trachées d'une larve, phénomène incomplètement expliqué par WEISMANN.

38. La pneumatisation du chorion est progressive, comme celle d'un arbre trachéen; elle porte tout d'abord sur les régions où se trouvent les cavités intrachoriales les plus importantes et peut servir, en leur donnant une certaine individualité au milieu des autres, à les caractériser comme

une première forme très simple d'organes respiratoires; elle s'accompagne d'un changement de teinte qui dépend, dans certains cas, de simples phénomènes d'optique (couleurs des lames minces) et, dans tout un groupe d'espèces, de phénomènes d'oxydation (teinte noire ou ardoisée des œufs bicolores destinés à séjourner sur les feuilles).

39. Les organes respiratoires qui doivent leur individualisation à la pneumatisation seule, non à des particularités structurales *(appareils pneumatiques)*, affectent tantôt la forme d'un grossier réseau qui se superpose aux champs ordinaires du chorion, tantôt la forme de plages continues plus ou moins étendues.

Cryptes respiratoires.

40. Dans les œufs où le fonctionnement respiratoire du chorion serait menacé d'insuffisance, du fait de l'épaisseur, de la texture, ou à cause de la mise hors service de la région affectée au collage, il apparait des organes respiratoires à structure différenciée; les *cryptes respiratoires*, qui en représentent un type nettement caractérisé, consistent dans des cavités intrachoriales relativement spacieuses, librement ouvertes, ou fermées par un grillage de chorionine, ou tympanisées par une pellicule délicate moléculairement perméable; elles sont distribuées sur la face dorsale de l'œuf en nombre très variable (1 à plus de 60) et se présentent avec un ensemble de caractères de détail qui peuvent être considérés comme spécifiques.

41. Lorsque tout le système est réduit à une crypte *(Gymnosoma)*, celle-ci est très vaste et l'œuvre commune de tout un groupe de cellules associées harmoniquement; lorsqu'il est dissocié en plusieurs, chacune des unités est petite et l'œuvre individuelle d'une cellule perdue au milieu des choriogènes banales.

42. Le mode d'action des cellules formatrices se ramène, autant qu'on peut le déduire des images rencontrées dans les coupes, à des modifications successives de l'activité choriogène : 1° au début, les cellules dont il s'agit se comportent à peu près comme l'ensemble des éléments de l'épithélium et élaborent une couche choriale dont la texture est seulement plus lâche que celle du fond général, c'est la formation du plancher de la crypte; 2° à un moment donné, ces cellules entrent au repos tandis que l'épithélium général continue de travailler, et c'est la formation de la cavité; 3° lorsque le chorion général est à peu près achevé, les mêmes cellules, qui pendant

leur repos proéminaient du côté de l'œuf, se rétractent en remontant au niveau des autres et recommencent pour un temps à travailler, et c'est enfin l'élaboration du diaphragme obturateur.

43. Comme tant d'autres organes, une crypte respiratoire peut demeurer rudimentaire; les cryptes rudimentaires peuvent se présenter à l'état d'exception chez des espèces ayant des cryptes développées, ou à l'état de règle chez des espèces qui n'en ont pas *(Thrixion)*; dans ce dernier cas, elles peuvent constituer par leur juxtaposition une région à texture lâche, qu'il faut considérer comme une forme spéciale d'organe respiratoire *(plage respiratoire)*.

Gouttière dorsale.

44. La signification fonctionnelle des cryptes permet de mieux comprendre celle de quelques formations choriales non rencontrées chez les entomobies, mais existant dans des groupes voisins; seule ou avec les parties appendiculaires qui la prolongent dans quelques espèces, la *gouttière dorsale* constitue un appareil qui, une fois pneumatisé, doit en même temps faire respirer l'œuf (HAASE) et dans certains cas le faire flotter à la surface d'une masse liquide ou pâteuse (RÉAUMUR), effet physiologique et effet mécanique conditionnés en même temps par l'air emprisonné dans les interstices capillaires d'une formation épaisse et très spongieuse.

II. Dégâts indirects du parasitisme.

Epuisement des réserves graisseuses.

45. Chez les larves phytophages parasitées, on observe rarement de l'amaigrissement parasitaire; chez des adultes, on constate plus aisément une disparition d'inclusions cellulaires graisseuses imputable à l'influence du parasite, et alors les cellules adipeuses tendent à reprendre les caractères de leur état jeune, antérieur à leur fonctionnement comme cellules à réserves.

Arrêt du corps adipeux à un stade inférieur de l'ontogénèse.

46. S'il s'agit d'un hôte pouvant être envahi à l'état de larve et aussi à celui d'adulte, comme les phasmes relativement au *Thrixion*, la présence

du parasite n'empêche pas de soi la dernière mue, mais, si celle-ci a lieu, on pourra trouver que le corps adipeux présente d'abondantes caryocinèses, comme chez les larves normales, alors qu'il n'en montre pas dans les adultes normaux (DE SINÉTY); cela revient à dire que, sous l'influence du parasitisme, le corps adipeux se trouve en retard sur le stade ontogénique de l'animal.

Ralentissement ou accélération de l'ontogénèse générale.

47. Un parasitisme modérément épuisant détermine en général un retard dans l'ontogénèse (larves de *Forficula* parasitées par des Mermithides, chenilles parasitées par des larves de Tachinaires non encore parvenues à la période des ravages violents).

48. Un parasitisme brutal tend, au contraire, à déterminer une accélération et donne prématurément le signal des symptômes avant-coureurs de la nymphose (chenilles très éprouvées se dépouillant de leurs poils avant les chenilles normales et filant leur cocon, larves de *Crioceris* parasitées par *Meigenia* abandonnant avant l'heure la plante nourricière et cherchant à se transformer).

Caractères généraux de la castration parasitaire indirecte.

49. Aucun fait n'a été observé qui ne paraisse explicable par un simple affaiblissement organique. Dans le cas de *Forficula auricularia*, le dimorphisme des caractères sexuels secondaires (pince courte ou longue chez le mâle) n'est nullement lié à la présence ou à l'absence actuelles de grégarines; s'il ne paraît pas impossible qu'une infection très précoce empêche l'organe de prendre tout son développement, l'idée ne pourrait se soutenir qu'en multipliant les hypothèses et en admettant, à une époque donnée, une expulsion totale des parasites.

50. Les altérations des gonades sont en général peu marquées chez une larve (chenilles); il semble que ces organes, en l'absence du développement rapide et du fonctionnement actif qui ne doivent survenir que chez l'adulte, se trouvent équivalemment doués d'une immunité relative, à l'égard des emprunts parasitiques.

51. Chez un adulte, les altérations se présentent sous deux formes

généralement assez distinctes : comme un ralentissement évolutif, pouvant comporter d'ailleurs des anomalies et des dégénérescences locales (forme *atrophique)*, ou comme une destruction d'éléments plus ou moins généralisée (forme *nécrotique)*; ces deux formes sont susceptibles de se rattacher par tous les intermédiaires.

52. Toutes choses égales, la forme atrophique se montre de préférence lorsque la parasitation a été précoce, par rapport au développement ontogénique; en d'autres mots, les prélèvements parasitaires sont mieux supportés par les gonades jeunes que par les mêmes organes évolués.

53. La forme nécrotique apparait : 1° dans le cas de parasites relativement peu épuisants, mais continuant leurs emprunts à l'époque où le dernier développement des produits sexuels exigerait plus d'aliment; 2° dans le cas de parasites qui aggravent subitement leurs emprunts.

Cas particulier de » Forficula « infesté par des grégarines.

54. L'infection par ces Protozoaires peut être très précoce (il est fréquent de les observer chez des larves n'ayant pas encore de fourreaux alaires); leur influence est en général très bien supportée et ne devient le plus souvent bien sensible que lorsqu'elle s'ajoute à d'autres causes d'affaiblissement (sénilité, captivité); elle n'est pourtant pas nulle.

Forme atrophique de la castration parasitaire indirecte dans la gonade mâle de » Forficula auricularia «.

55. Avant l'apparition des grands ravages, le matériel étudié a présenté des dégénérescences locales et des anomalies, indices d'un affaiblissement général et d'une déviation dans les processus spermatogéniques : variabilité chromosomique (?), apparition d'éléments géants, altération du synchronisme évolutif.

56. Il existe dans ce matériel un grand nombre de fusions irrégulières de plusieurs éléments, portant sur des cellules au repos ou sur des cellules en état de mouvement caryocinétique, et donnant des complexes voués à une prochaine dégénérescence.

57. Il y a aussi des fusions régulières de deux éléments, qui ne

semblent pas exclure une évolution ultérieure plus ou moins poursuivie; aux plaques équatoriales, les cellules doubles résultantes montrent 26 chromosomes (comme dans le matériel normal, d'après ZWEIGER), ou 25; il semble que ces fusions se produisent surtout au voisinage ou à l'époque même des divisions maturatives, et que le syncytium formé dégénère ou continue d'évoluer, suivant l'intensité des causes pathologiques qui l'ont déterminé.

58. Le minimum des troubles atrophiques saisissables paraît consister dans un manque de synchronisme évolutif, fréquemment observé dans des cystes entiers comparés aux cystes normaux de même âge, et dans les éléments d'un même cyste comparés entre eux.

59. Ces altérations se montrent parfois chez des individus non parasités, peut-être parce que l'espèce, en quelque sorte domestique, est de celles qui se développent dans les conditions les plus variables de prospérité et de souffrance; elles se sont montrées trop fréquentes, dans le matériel parasité, pour qu'il ne soit pas tout naturel de les considérer, au moins en partie, comme des effets atténués de castration.

Forme nécrotique de la castration parasitaire dans la même gonade.

60. Les spermatogonies, au sommet des sacs testiculaires, et les spermies entièrement formées à leur base, paraissent être les éléments les plus résistants; la région la plus éprouvée est la région moyenne, correspondant à l'accroissement des auxocytes, aux divisions maturatives et à la spermiogénèse.

61. Dans cette région moyenne, où les dégénérescences et les résorptions sont rapides, les éléments qui demeurent sont rendus libres par la destruction des parois cystiques et forment un résidu flottant très hétérogène, où se mêlent, par suite de déplacements passifs, des éléments relativement bien conservés, appartenant aux stades les plus divers, des éléments anomaux, des éléments ou des débris en dégénérescence; par places, des parties de colonies formées de spermatocytes ayant fusionné leurs corps cytoplasmiques, demeurent agrégées et environnées de la paroi cystique correspondante.

62. L'état de liberté n'est pas immédiatement fatal aux éléments; les structures nucléaires demeurent très correctes dans un grand nombre

d'auxocytes et les figures cinétiques, relativement abondantes, sont peu ou pas modifiées.

63. L'état de liberté entraine la mise en boule, non seulement chez les éléments de soi isodiamétraux (auxocytes), mais aussi dans les spermatides déjà polarisées et allongées, tant que l'allongement et la transformation ne sont pas trop considérables.

64. Dans la région basale des sacs testiculaires on trouve, suivant la gravité des ravages, des amas de spermies crêpues épars au milieu des restes de parois, ou des colonies spermiennes encore assez bien conservées et contenues à l'intérieur des cloisons plasmodiales épaisses caractéristiques des vieux cystes; on n'y voit pas de manipules ou fractions de colonies spermiennes individualisées au moyen d'une pièce apicale unissante (probablement nucléole cystique), si répandus chez les dermaptères, et dont la formation parait liée à l'état de prospérité des cellules testiculaires.

65. La paroi cystique offre, durant les périodes d'accroissement et de maturation, une labilité particulièrement prononcée, cause de la dissociation des colonies; elle tient peut-être à ce que la cellule de cyste, uninucléée à l'origine des divisions spermatogoniales synchrones (ZWEIGER), a subi plus tard, en même temps qu'une grande distension résultant de l'accroissement de la colonie, des divisions nucléaires successivement cinétiques et acinétiques (obs. pers.), qui n'ont donné naissance qu'à des amas localisés de noyaux.

66. Par contre, la paroi cystique parait douée, aux dernières phases de la spermiogénèse, d'une résistivité plus grande, expliquant la conservation en place des colonies spermiennes adultes; cette résistivité semble tenir à ce que, dans les cystes anciens, de nouvelles divisions directes surviennent, transformant la formation en une couche plasmodiale épaisse à noyaux plus dispersés, où les échanges nutritifs peuvent être considérés comme ayant lieu, pour la plupart des points de la membrane, dans la sphère d'action d'un noyau suffisamment voisin.

67. Dans tous les cas, la destruction de la paroi cystique est accélérée par le parasitisme; ses noyaux deviennent prématurément libres parmi les spermies, en nombre d'autant plus grand, par rapport à la désagrégation physiologique, qu'il n'y en a pas d'utilisés pour la formation des manipules; ils finissent par dégénérer, souvent après s'être fragmentés.

Données générales sur la castration parasitaire dans la gonade femelle des reines de « Bombus » sphérularisées.

68. Règle générale, les dégâts ovariens traversent successivement une phase bénigne et une phase aiguë.

69. La phase bénigne correspond, du côté de l'organe parasité, à une vie très peu active, et consiste dans un ralentissement plutôt que dans un arrêt de l'évolution : tout l'ovaire demeure notablement en retard, mais continue de grandir, si bien que des ovocytes presque mûrs pourront être présents lorsque les grands désordres éclateront.

70. La phase aiguë survient brusquement à l'époque de la maturation rapide et de l'émission des embryons de *Sphærularia*; elle comporte des dégénérescences et des résorptions pouvant se généraliser jusqu'à dépeuplement complet de toutes les chambres individualisées, et même d'une partie de la chambre terminale; les dégénérescences frappent de préférence les chambres âgées et se propagent de bas en haut; la réaction différente des éléments âgés et des éléments jeunes a sa raison d'être dans les exigences différentes d'un métabolisme rapide et d'un métabolisme lent, mais on n'explique pas pourquoi des éléments, surpris dans une phase métabolique incompatible avec l'aggravation des emprunts parasitaires, ne retournent pas à un physiologisme plus lent.

Données spéciales sur l'ovocyte.

71. L'ovocyte succombe parfois à un stade jeune et se résorbe complètement, la chambre qui le contenait demeurant représentée par l'épithélium seul, quand celui-ci n'est pas lui-même résorbé.

72. D'après les images rencontrées dans les chambres moyennes, la nécrose définitive est précédée d'un état d'affaiblissement ou de lutte nécrobiotique, se manifestant en général par un rapetissement qui ressort de la comparaison avec l'ovocyte immédiatement précédent; se manifestant quelquefois par une altération du contour propre et des rapports avec l'épithélium, par l'admission précoce de nombreux noyaux venant de l'épithélium; plus tard survient l'altération structurale, qui progresse généralement de dehors en dedans, puis la dislocation de la masse en fragments irréguliers parmi lesquels s'insinuent des noyaux épithéliaux devenus libres.

73. Dans les ovocytes âgés où la membrane vitelline est déjà développée, le rapetissement nécrobiotique et la résorption cytolytique subséquente réduisent cette enveloppe à la condition d'une coque mal soutenue de l'intérieur : elle s'effondre en se plissant et finit par se briser en écailles qui se dispersent dans la masse ovoplasmique; la présence de ces restes, faciles à identifier, est un témoin authentique du stade auquel la cellule a été frappée.

Données sur les cellules nourricières.

74. Dans le segment moyen de l'ovariole, ces éléments ont montré de nombreux cas de cytotératologie, paraissant se rattacher plus ou moins directement à une diminution de la vitalité propre du cytoplasme : fusions syncytiales, invasion par des noyaux étrangers, excision de lobes cytoplasmiques tombant tels quels dans le noyau.

75. Les diverses unités d'une chambre nourricière se fusionnent souvent en un certain nombre de syncytiums ayant une membrane commune, dans lesquels les noyaux tendent à se disposer avec une certaine régularité; la production du phénomène dans des ovarioles visiblement éprouvés par le parasitisme confirme l'idée, émise à propos des spermatocytes, que les fusions syncytiales, dans les éléments sexuels, sont un indice d'affaiblissement, bien plus que de prospérité excessive.

76. Tandis que les cellules nourricières normales se protègent efficacement contre l'intrusion des noyaux libres venant de l'épithélium, lesquels tombent dans l'ovoplasme seul (noyaux de Blochmann), les nourricières affaiblies par le parasitisme se laissent envahir par eux, bien que pas avec la même abondance que l'ovocyte; les noyaux ainsi égarés ne tardent pas à dégénérer.

77. Au stade où la forme simplement vésiculeuse du noyau fait place à la forme rameuse, il n'est pas rare que des saillies cytoplasmiques de la paroi nucléaire se pédiculisent et tombent à l'intérieur du noyau, où elles sont visibles quelque temps sous la forme de volumineuses inclusions, souvent globuleuses, puis perdent leur structure et se résorbent, d'ordinaire en laissant à leur place une vacuole; les circonstances du phénomène tendent à appuyer l'idée que les ramures sont le résultat d'une croissance *locale* du cytoplasme dans le noyau, non du noyau dans le cytoplasme; l'excision elle-même pourrait être envisagée comme un accident pathologique reconnais-

sant une double cause : d'une part un affaiblissement survenu dans la vitalité du cytoplasme, qui le rend moins apte à conserver son intégrité substantielle, d'autre part la tendance du noyau déformé à récupérer sa forme de vésicule simple; l'opposition entre le sort ultérieur des fragments cytoplasmiques ainsi rejetés dans le noyau et celui des fragments nucléaires éventuellement rejetés dans le cytoplasme montre que la vie du noyau n'est subordonnée qu'à des rapports cytoplasmiques, celle du cytoplasme dépendant simultanément de rapports nucléaires et de rapports de milieu ; les cellules nourricières de *Forficula* offrent accidentellement des phénomènes analogues.

78. Dans la région basale des ovarioles, on peut relever comme caractérisant des étapes plus remarquables de la dégénérescence : un rapetissement général de toute la chambre; la disparition de la membrane nucléaire et la dispersion dans le cytoplasme d'une grande quantité de particules chromatiques, le reste de la chromatine formant un amas qui se tasse, tout en retenant grossièrement la forme du noyau ; une désagrégation en fragments irréguliers, entre lesquels s'insinuent les éléments épithéliaux, le tout prenant finalement la forme d'un ballot arrondi et comme pétri sous l'action de la musculature pariétale de l'ovariole.

Données sur les cellules épithéliales.

79. De toutes les cellules qui composent le contenu de l'ovariole celles-ci sont les plus résistantes; l'épithélium d'une chambre ovocytaire survit quelquefois à la résorption complète de l'ovocyte correspondant, et même à la résorption des chambres voisines prises en bloc.

80. Un des premiers symptômes de la réaction des épithéliales à l'affaiblissement parasitaire consiste dans une tendance à abandonner leur disposition en épithélium simple et à former des massifs irrégulièrement stratifiés; la modification tient en partie à de simples glissements amenés par le rapetissement du contenu de la chambre, en partie aussi, suivant toute probabilité, à un processus de multiplication acinétique.

81. La défaillance finale débute par une sorte d'éclatement du cytoplasme, à la suite duquel le noyau devient libre parmi les débris dégénératifs, souvent alors que sa structure n'est pas encore sensiblement altérée; il peut se maintenir quelque temps en survie et se diviser acinétiquement, mais il ne tarde pas à passer par degrés à l'état de simple masse hyperchromatique.

Données sur la castration parasitaire de la gonade femelle chez la reine de « Bombus terrestris » infestée par des hyménoptères endoparasites.

82. Contrairement à ce qui peut être tenu comme règle dans le cas des *Bombus* sphérularisés (n° 70), les éléments sont ici frappés sans ordre, ce qui semble tenir en même temps à la soudaineté et à l'apparition tardive des emprunts nocifs, par suite au physiologisme actuel des éléments.

83. L'ébranlement dégénératif paraît se transmettre comme contagieusement, même entre cellules d'espèces différentes.

84. L'épithélium choriogène meurt et disparaît quelquefois tout entier autour de l'ovocyte; d'autres fois il n'est détruit que par places (communication contagieuse des ébranlements dégénératifs entre cellules de la même espèce); plus souvent il survit et dans ce cas montre ou ne montre pas de phagocytose.

Altérations ovariennes non parasitaires chez les Muscides entomobies.

85. Des dégénérescences ovariennes assez généralisées pour que la gonade puisse être dite en état de castration ont été observées : 1° chez de vieilles pondeuses prises libres; 2° chez des mouches venant d'éclore, dont la larve avait vécu dans des chenilles nourries en captivité; 3° chez des mouches ovilarvipares venues d'éclosion, bien nourries, qui sont mortes prématurément, l'organe incubateur bourré d'œufs en dégénérescence; 4° chez des mouches libres ou captives examinées dans les conditions les plus diverses; dans le premier cas on peut incriminer l'épuisement et la sénilité, dans le second les conditions défectueuses du développement post-embryonnaire, dans le troisième l'intoxication (?), le dernier constituant une castration accidentelle d'origine indéterminée.

86. Les chambres qui ont montré le plus de dégénérescences sont les chambres moyennement développées, où l'ovocyte était près d'entrer dans la période de grand accroissement; dans le cas où la larve a souffert, les ovarioles peuvent contenir à la base plusieurs ovocytes entièrement développés et normaux, toutes les chambres situées au-dessus, sans en excepter les plus jeunes, étant gravement atteintes.

87. Dans l'ovocyte, la nécrose proprement dite peut être précédée de l'altération structurale caractéristique des œufs inédiés (Knoche); l'oblitération par places de la structure alvéolo-réticulée, et un rapetissement progressif dû à la résorption, sont des phénomènes plutôt nécrotiques auxquels

s'ajoutent bientôt le virage à une teinte sombre, l'apparition de parties hyperchromatiques et finalement le morcellement en fragments irréguliers.

88. Les nourricières entrent en dégénérescence principalement au stade où, physiologiquement, elles devraient passer dans l'ovocyte ; le matériel chromatique d'origine nucléaire qui imprègne alors la trame du cytoplasme s'en sépare sous la forme de corpuscules souvent arrondis, très colorables, homogènes, qui demeurent enclavés dans la masse ou deviennent libres à la surface; la chromatine figurée du noyau se ramasse en mottes irrégulières, et le tout se rapetisse graduellement en se déformant et se condensant de plus en plus.

89. Bien que plus résistantes en général que les cellules de la lignée sexuelle, les épithéliales peuvent succomber avant elles (cas de la castration rapportée aux mauvaises conditions du développement larvaire) ; la dégénérescence atteint quelquefois l'ensemble, d'autres fois des parties de l'épithélium ; dans ce dernier cas, les cellules frappées forment un réseau dont les mailles sont occupées par des cellules saines.

90. Dans les cas de beaucoup les plus nombreux où elles ne dégénèrent qu'après les cellules de la lignée sexuelle, les épithéliales subissent des changements de forme (contraction latérale, déterminant une croissance apparente en hauteur), et de situation (disposition en couche épaisse irrégulièrement stratifiée, explicable comme chez *Bombus)*; elles englobent avant leur dégénérescence finale des boules de substance chromophile abandonnées par les nourricières ou par l'ovocyte, ou bien dégénèrent sans phagocyter.

91. Dans les ovarioles de *Cyrtophlebia elata* se sont montrées à diverses hauteurs, mais toujours dans les chambres de la base, de très grandes cellules isolées ou réunies par petits groupes, qu'on serait tenté de prendre pour de grands amibocytes; ces éléments ont fait partie du revêtement épithélial du pédoncule de l'ovariole et se sont détachés en entraînant parfois des restes de petites cellules épithéliales ordinaires, qui font l'impression de corpuscules phagocytés; ils conservent durant tout un temps l'allure générale d'éléments normaux.

Altérations ovariennes non parasitaires chez « Bombus » et « Apis ».

92. Les cas observés se rattachent, semble-t-il, à un épuisement nutricial (ouvrières pondeuses de *Bombus)* ayant sévi surtout dans les chambres contenant un ovocyte très avancé, ou à une cause accidentelle indéter-

minée, ayant frappé exclusivement des œufs près d'être expulsés (abeille reine).

93. Dans un ovocyte de *Bombus* pauvre en sphérules vitellines, les premiers indices de fléchissement paraissent consister dans l'apparition d'une structure alvéolo-réticulée à larges mailles, qui devient plus grossière et s'accompagne de surcolorabilité à mesure que le mal s'aggrave; dans cet état il y a un rapetissement général (défaut d'équilibre entre l'assimilation et la désassimilation); la nécrose proprement dite, qui ne survient qu'après, est facile à reconnaître, dans les cas où la membrane vitelline est présente, aux contorsionnements persistants de cette enveloppe; l'état nécrotique est accompagné d'un rapetissement progressif par résorption, pouvant continuer jusqu'à la disparition presque totale sans autres changements bien sensibles; s'il existe des corpuscules vitellins abondants, ils sont souvent l'objet, de la part des cellules épithéliales, d'une phagocytose active.

94. Chez l'abeille, les modifications paraissent débuter encore par un rapetissement graduel bientôt suivi d'altérations structurales et chromatiques, de la disparition des noyaux de Blochmann, d'une vacuolisation spéciale des globules vitellins.

95. Les nourricières peuvent dégénérer en même temps que l'ovocyte correspondant ou indépendamment de lui; dans le cytoplasme, une dégénérescence probablement graisseuse, localisée à l'origine à la périphérie et se propageant plus tard vers le noyau, donne lieu à l'apparition d'une structure alvéolo-réticulaire très lâche; le noyau se désorganise le dernier, les corpuscules chromatiques devenus libres s'y accumulant sans règle en amas très colorables; dans cet état, le groupe entier des nourricières peut se résorber jusqu'à disparition complète.

96. Les épithéliales de la chambre ovocytaire (celles de la chambre nourricière donnent lieu à des constatations moins nettes) se conservent durant toute la durée de la résorption de l'ovocyte dans un état de visible prospérité; elles subissent des changements de forme, pullulent et phagocytent, ou ni ne pullulent ni ne phagocytent; le changement de forme le plus remarquable est un allongement plus apparent que réel, dû à une rétraction latérale, pouvant donner à l'épithélium choriogène l'aspect d'un épithélium intestinal festonné; il y a aussi un allongement réel qui précède la phagocytose, dans les cas de pullulation nucléaire.

Altérations ovariennes chez » Forficula «.

97. Les cas observés se rapportent à des causes non déterminées; la particularité la plus marquante est la transformation de l'épithélium en un massif compact, qui, après la résorption de l'ovocyte et de sa nourricière, prend aisément l'aspect d'un amas néoplasique; des divisions directes interviennent dans sa formation, mais la constriction déterminée par le jeu de la musculature propre de l'ovariole n'y est point étrangère.

Castration parasitaire et castration non parasitaire.

98. Si l'on comprend sous le nom de castration indirecte la réaction histopathologique des gonades aux influences nocives, on trouve que les phénomènes observés dans le cas du parasitisme coïncident, au moins pour le fond, avec ceux que provoquent les autres causes d'affaiblissement : la castration parasitaire n'a rien de spécifique.

99. La castration parasitaire constitue, avec la castration alimentaire, la castration nutriciale et la castration phasique, autant de modalités de la castration physiologique de Wheeler, reconnaissant comme cause fondamentale une insuffisance nutritive.

100. A côté de la castration physiologique ainsi définie et divisée, se placent des formes où l'influence gonotomique se ramène à une intoxication ou relève de causes inconnues.

La question des plis dans l'épithélium choriogène.

101. Dans le cas où l'ovocyte se rapetisse en se résorbant graduellement, ce qui a lieu parfois sans une altération bien appréciable de la structure *(Bombus)*, l'épithélium choriogène peut former des plis qui plongent dans l'ovoplasme; ces plis, dus très manifestement à une diminution de la surface de l'ovocyte, ne diffèrent en rien de ceux qui ont été interprétés chez d'autres espèces, notamment chez les Lamellicornes, comme le résultat d'un accroissement de la surface épithéliale.

APPENDICE.

I. Sur l'influence parasitique des « Mermithidae » et des « Glugeidae » d'après Strickland.

A côté du travail de Wheeler (10), si important pour la connaissance de l'influence parasitaire sur la fonction reproductrice, vient se placer une étude entreprise sur les conseils de ce savant biologiste par Strickland (11), qui apporte d'intéressantes données au sujet de l'influence sur le développement ontogénique. Les observations ont porté sur des larves de divers *Simulium* (dipt. nématoc.) parasitées par un ver du genre *Mermis* et un sporozoaire du genre *Glugea*.

Les résultats les plus remarquables sont relatifs à l'action du *Mermis*.

1° Le développement des organes larvaires proprement dits n'est pas empêché. Il y a même souvent un accroissement anormal de la taille, dû à la suralimentation que le parasite provoque en excitant la faim de son hôte. L'auteur rappelle à ce sujet que, d'après les observations de Wheeler, les fourmis parasitées par des *Mermis* montrent aussi des cas d'une suralimentation provoquée, pouvant se traduire par une croissance anormale ou, dans le cas de larves d'ouvrières, par le développement de certains caractères qui sont régulièrement le privilège des individus sexués (ocelles).

2° Le développement des histoblastes (histoblastes des organes respiratoires de la nymphe, des organes du vol et des pattes de l'adulte) est arrêté, par suite, la métamorphose est rendue impossible.

Ce ralentissement de l'évolution ontogénique, inverse du phénomène d'accélération auquel Kolbe a donné le nom de *prothétélie*, reçoit le nom de *métathétélie*.

Conformément à une opinion de Dewitz (1905), d'après laquelle la pupation comme le développement larvaire seraient déterminés par des enzymes, Strickland pense que la prothétélie serait due à une production particulièrement précoce et abondante d'enzymes aptes à exciter les histoblastes, et que la métathétélie, inversement, peut s'expliquer par une destruction de ces enzymes, imputable, dans l'espèce, à quelque *toxine* excrétée par le *Mermis*. L'insuffisance alimentaire peut être pour quelque chose dans le non-développement des histoblastes, mais elle n'en constitue ni la seule ni la plus importante cause.

Strickland croit avoir constaté que, chez *Simulium*, les histoblastes des ailes sont sensiblement plus affectés par le parasitisme que ceux des pattes. Il y a là une

indication dont il tire parti pour expliquer le brachyptérisme observé par Mrázek chez les reines de *Lasius* (ci-dessus, p. 133) : ces reines proviennent de larves parasitées par des *Mermis*, dont les histoblastes alaires ont été influencés à peu près à l'exclusion des autres organes.

La donnée la plus importante fournie par le *Glugea*, c'est que cet organisme peut se multiplier dans la cavité générale d'un *Simulium* au point d'y constituer des amas très volumineux, supposant un détournement important de matériaux alimentaires, sans amener l'arrêt de développement des histoblastes. De là l'induction que, dans le cas de *Mermis*, cet arrêt a une autre cause.

Il y a réduction du corps adipeux et des masses musculaires.

Chez les larves parasitées par le *Mermis*, les gonades sont introuvables; il est vrai qu'elles sont très petites et difficiles à reconnaître, même dans les conditions normales. Chez les larves infestées par le sporozoaire, ces organes sont probablement attaqués et totalement détruits avant tous les autres [castration directe] (1).

Ce travail constitue une sérieuse contribution à la connaissance des interrelations biologiques entre le parasite et son hôte. Le retard évolutif déterminé chez les larves métaboles des Nématocères par les *Mermis* avait été reconnu déjà par Schneider (85_a) (2); mais le fait que ce retard est dû à un arrêt de développement des histoblastes est une importante précision. Les interprétations mises en avant forment un tout cohérent; elles s'appuient néanmoins sur une base que l'on souhaiterait plus ferme. Il eût été désirable que les histoblastes affectés fussent étudiés non pas seulement *in toto*, mais encore histologiquement; c'est, semble-t-il, la seule manière d'avérer si un organe est simplement arrêté dans son développement ou s'il est malade. La sécrétion de produits toxiques par les *Mermis* est très plausible; on peut seulement se demander pourquoi ces poisons n'agiraient sur les éléments cellulaires réceptifs que par voie indirecte, en modifiant d'autres substances. En tout cas, les faits observés dans les ovaires de *Bombus* montrent que les atrophies et les dégénérescences dépendent pour une grande part de l'état actuel des éléments

Ajoutons qu'il y a lieu de rapprocher de l'intoxication des histoblastes par les *Mermis* le dépérissement des cellules ovariennes, attribué plus haut (p. 188) à des toxines qui seraient déversées dans l'hémolymphe par les œufs non évacués, et aussi les phénomènes d'irradiation dégénérative rencontrés à plusieurs reprises, qui s'interprètent le plus naturellement comme des cas de contamination cellulaire.

(1) Chez un coléoptère du genre *Scaurus*, Leger (07) a trouvé, dans un cas analogue, qu'il y a castration partielle du mâle.

(2) Schneider, on s'en souvient, a trouvé que les larves de Culicides parasitées par les *Mermis* ne s'empupent généralement pas. Leuckart (87) a contesté ce résultat; pour lui, les larves très parasitées sont tuées, mais celles qui le sont modérément s'empupent et donnent même l'adulte, dans le cas des Culicides hébergeant des *Mermis*, comme dans celui de Cécidomyides infestés par *Allantonema gibbosum*.

II. Notes complémentaires concernant la forficule.

a. Genèse des lobes nucléaires dans les cellules nourricières.

Le dépôt du présent travail était déjà effectué lorsque a paru l'intéressant mémoire de Brauns (12) sur les cellules nourricières de *Forficula*, où la signification et la genèse des lobes nucléaires sont étudiées de près. Partant du fait que la première apparition de ces lobes coïncide avec un rapetissement du noyau et un abandon de substance nucléaire, lequel, une fois lancé, ne s'arrêtera plus, l'auteur croit devoir admettre qu'il se fait une transformation du matériel nucléaire périphérique en matériel plasmique, et que par là le cytoplasme s'accroît directement aux dépens du noyau. Comme il arrive, pour des raisons jusqu'ici inconnues, que la transformation dont il s'agit ne se fait pas sur tous les points d'une même zone nucléaire, il se délimite par le fait même des proéminences cytoplasmiques, entre lesquelles subsistent des langues de substance nucléaire non transformée.

Ces idées s'inspirent visiblement, ainsi que l'auteur s'empresse de le reconnaître, de l'enseignement de Will (86); elles tendent à remettre en honneur, en les étendant aux cellules nourricières, les vues exposées au sujet de l'ovocyte de *Colymbetes* par le distingué professeur de Rostock. Maître et élève admettent, comme processus fondamental, une dissolution des grains chromatiques dans le suc nucléaire — dissolution au sens chimique, naturellement, — et une disparition de la membrane nucléaire qui supprime toute démarcation brusque entre cytoplasme et noyau. Brauns montre ces modifications et appuie ses interprétations sur un grand nombre de figures, où il fait assister au passage graduel de la structure nucléaire nouvellement transformée à la structure cytoplasmique ancienne, « so dass man sich dem Schlusse nicht entziehen kann, dass die umgewandelte Kernzone zu einem Teile des Plasmaleibes geworden ist, letzterer also auf Kosten des Kerns eine Zunahme erfahren hat » (op. cit., p. 26). La transformation des grains ou masses chromatiques est graduelle et peut demeurer incomplète, si bien que l'on en trouve des restes reconnaissables en plein cytoplasme.

Pour ce qui est du point de vue critique, la seule préoccupation de Brauns est d'écarter la théorie amiboïque de Korschelt. Si son attention s'était arrêtée sur la courte mais substantielle communication de Giardina (03), il aurait pu se rendre compte que la formation des lobes y est déjà rattachée à un mode de croissance du cytoplasme, et ce point peut être considéré comme assez solidement établi. Dans les pages qui précèdent, on a cherché à ajouter quelques précisions en introduisant l'idée de foyers de croissance, qui correspondraient aux saillies internes du cytoplasme; cette idée revient à considérer le soma cellulaire comme un tout hétérogène, du point de vue physiologique comme du point de vue morphologique; elle n'est au fond que la traduction de faits observables.

Brauns veut davantage. La croissance du corps cytoplasmique est pour lui le résultat d'une apposition périphérique de substance nucléaire transformée, mais de-

meurée en place. Les biologistes reculeront sans doute devant cette formule, qui rappelle de trop près le mode de croissance d'un cristal. Les phénomènes d'assimilation nutritive et l'accroissement qu'ils déterminent sont d'un autre caractère; tout au plus peut-on admettre qu'ils sont susceptibles de se localiser là où les matériaux nutritifs, ici représentés par du matériel ayant appartenu au noyau, sont plus abondants.

Cela ne fait pas qu'on ne puisse accepter comme objectives les images que Brauns soumet à l'analyse. Il est indubitable que, dans les éléments dont il s'agit, le cytoplasme s'enrichit progressivement d'une substance dérivée de la chromatine, et qu'on y voit, dispersés dans sa masse, des corpuscules chromatiques encore reconnaissables. Ces corpuscules se trouvent-ils là parce qu'ils ont été expulsés par le noyau, ou parce qu'ils ont été englobés activement par le soma en voie de croissance, c'est sur quoi on peut disputer. L'expulsion, en tous cas, si expulsion il y avait, ne saurait jamais prendre la signification d'un bourgeonnement nucléaire, au sens voulu par Will et si justement combattu à diverses reprises. L'idée d'englobement s'harmoniserait avec celle d'une croissance de promontoires cytoplasmiques, si l'on se souvient que la croissance du cytoplasme envisagé comme un tout survient à une époque où la vitalité propre du noyau, jusque-là très prépondérante, faiblit visiblement au profit de celle du soma. La disparition de la membrane nucléaire, sur laquelle les recherches de Brauns apportent d'intéressantes données, appuie tout à fait l'hypothèse; la membrane nucléaire disparue, on voit aisément que l'englobement de corpuscules chromatiques, réellement ou équivalemment abandonnés par le noyau, se ramène un peu à l'englobement, par un plasmodium de myxomycète, des particules solides qui sont devant lui. Expulsion par le noyau et englobement par le cytoplasme ne s'excluent pas d'ailleurs nécessairement, et rien ne s'oppose, semble-t-il, à ce que les deux processus interviennent, chacun pour sa part, dans le résultat définitif.

b. Biologie, cycle évolutif.

Dans le mémoire anatomo-histologique qui fait l'objet de la note précédente, Brauns renvoie à son travail antérieur (11), relatif à l'élevage et à la biologie de la forficule, qui demande, lui aussi, quelques remarques.

Soit dit tout d'abord en passant, l'auteur est de ceux qui exposent leurs résultats sans beaucoup se préoccuper de ce que d'autres ont pu dire sur le sujet; c'est s'exposer aux doubles emplois et renoncer trop facilement à l'occasion d'une confirmation ou d'une rectification utiles. Pour ne prendre qu'un exemple, l'accouplement de la forficule et les soins si remarquables que la femelle de cette espèce donne à sa progéniture sont décrits sans allusion non seulement aux données classiques de Taschenberg, mais même à la notice détaillée publiée expressément sur ces questions par Gadeau de Kerville [1].

[1] *Sur l'accouplement, les œufs et l'amour maternel des Forficulidés.* Rouen, 1907.

A l'égard des idées elles-mêmes, on peut croire que BRAUNS les aurait modifiées sur plusieurs points, s'il avait eu le temps de compléter ses observations.

1. Tout d'abord il les aurait modifiées très probablement pour ce qui est des conditions de l'hivernage.

Pour lui, le perce-oreille s'enfonce en terre dès l'automne : « Im Herbst gräbt sich der Ohrwurm zur Ueberwinterung in die Erde ein, und man findet ihn dort etwa 1/2-1 Fuss tief unter der Oberfläche » (op. cit., p. 392). Or, il s'agit d'un insecte manifestement mal outillé pour creuser. Si on le trouve dans la terre, ce qui est assez souvent le cas, c'est qu'il s'y est retiré dans une fissure ou un trou préexistants (trou de géotrupe, par exemple). Mais l'abri qu'il utilise peut être quelconque et ne doit pas être nécessairement souterrain. Les cavités des tiges fistuleuses, coupées et demeurées en place aux lieux mêmes où les insectes vivaient, durant leur période de grande activité, semblent constituer un de leurs quartiers d'hiver préférés. C'est ainsi qu'à Gemert, en plein mois de décembre, il a suffi d'explorer les hampes florales de quelques *Digitalis purpurea*, qui avaient été coupées à diverses hauteurs, pour en extraire une cinquantaine de forficules.

2. L'accouplement aurait lieu suivant BRAUNS, après le premier repas qui suit la reprise de la vie active, au retour du printemps, manière de parler tout à fait générale ne laissant pas supposer qu'il y ait eu déjà d'autres rapprochements ou qu'il en doive survenir d'autres : « Bald nach der ersten Nahrungsaufnahme schreiten die Tiere dann zur Begattung.... Einige Zeit nach Begattung stirbt das Männchen » (op. cit., pp. 392, 393). En réalité, l'acte peut s'observer au printemps, entre des individus de l'année précédente ayant passé l'hiver, et durant l'été, entre des individus de l'année. A la fin de l'été on trouve abondamment des femelles dont la spermathèque est chargée de sperme; parmi celles que l'on peut extraire en décembre des retraites d'hiver, celles qui ont des œufs mûrs ou presque mûrs, donc celles qui ont été surprises par la mauvaise saison dans un état de maturité sexuelle suffisamment avancé, ont aussi la spermathèque garnie.

3. L'époque de la ponte paraît être tout aussi variable. BRAUNS croit devoir contester l'assertion de TÜMPEL [1], qui la fait commencer en novembre pour finir au printemps suivant, et pense que, tout au moins dans l'Allemagne septentrionale, elle n'a lieu qu'au printemps. Les faits observés à Gemert tendraient à appuyer l'assertion de TÜMPEL Dès le milieu d'octobre (probablement même bien avant) on y trouve des femelles de l'année dont les œufs sont tout à fait mûrs; il serait surprenant qu'elles soient figées dans cet état jusqu'au printemps suivant. On verra plus loin que des femelles gardées en captivité ont déchargé leurs ovaires avant de s'abandonner à la torpeur hivernale.

4. Une circonstance importante de la ponte, qui ne semble pas avoir été remarquée par BRAUNS, c'est qu'elle peut se répéter. Les dissections ne laissent guère de doute à cet égard En les multipliant convenablement, surtout en avril-mai, on

(1) *Die Geradflügler Mitteleuropas*. Gotha, 1908.

trouve les ovaires dans des états divers, qui seraient difficilement explicables autrement : 1° avec des œufs mûrs; 2° sans œufs développés, mais avec des corps jaunes dans chaque ovariole, indices d'une ponte récente; 3° avec des corps jaunes partiellement résorbés, et des œufs de remplacement d'autant plus gros que la résorption est plus avancée; 4° sans corps jaunes, la résorption étant complète, mais avec des œufs de remplacement en train de mûrir ou déjà mûrs.

La reprise de l'ovogénèse après une première ponte est ici assez surprenante, quand il s'agit d'une espèce dont la femelle couve ses œufs, soigne ses petits et paraît s'épuiser entièrement dans ces travaux. Peut-être les intéressantes observations de Brauns sur les accidents divers qui peuvent faire périr la couvée (pillage ou destruction par d'autres femelles de la même espèce) apportent-elles un élément de conciliation, entre des faits en apparence contradictoires. On pourrait supposer qu'il n'y a pas de nouvelle poussée ovogénétique lorsque, toutes choses marchant normalement, l'incubation et les autres soins maternels ont lieu de s'exercer, mais que, si l'insecte est détourné de ces soins à une époque où il est encore vigoureux, il recommence à s'alimenter et développe une nouvelle ponte.

La nature des résidus envisagés comme corps jaunes demeure hypothétique, il faut bien le reconnaître, tant que la multiplicité des pontes n'aura pas été vérifiée matériellement; mais, en dehors de la signification adoptée, il ne resterait que celle d'une dégénérescence d'œufs en place, et alors on devrait trouver tous les passages, depuis l'œuf mûr jusqu'à ces derniers débris, ce qui ne se présente effectivement que dans quelques cas de dégénérescence accidentelle.

La résorption des résidus dont il s'agit ne devient guère complète que lorsque l'œuf de remplacement atteint sa taille presque définitive. Elle commence par les ovarioles inférieurs et progresse de bas en haut.

A mesure que l'insecte vieillit, son épuisement se manifeste par cette circonstance qu'un nombre de plus en plus grand d'ovarioles demeurent stériles, à la partie antérieure des trompes, et ne résorbent pas les corps jaunes de la ponte précédente. Assez souvent même quelques œufs dans lesquels le mouvement de grand accroissement était déjà lancé succombent, et alors leurs restes peuvent finir par affecter l'aspect macroscopique de corps jaunes.

5. Chez la forficule ordinaire, le cycle biologique ne comporte guère d'étapes qui soient strictement liées à une époque. L'espèce, à demi domestiquée, est représentée une bonne partie de l'année par des individus d'âge et de stade évolutif très divers. En même temps que des adultes on trouve des larves, non seulement du printemps à l'automne, mais encore jusqu'en plein hiver; c'est ainsi qu'une exploration de tiges creuses, faite au milieu de décembre, a fourni 30 % d'individus non adultes, dont quelques-uns d'ailleurs ont fait leur dernière mue très tôt après leur installation dans un local d'intérieur [1].

Les mâles qui ont passé l'hiver meurent, règle générale, avant les femelles, mais pas nécessairement après les accouplements qui suivent la reprise de la vie

[1] Une exploration semblable faite au milieu de janvier a donné encore cinq larves pour dix adultes; une de ces larves était morte depuis peu, et assez fraîche pour pouvoir être disséquée.

active, comme l'indique la rédaction de Brauns; on en trouve encore au commencement de juin.

Les femelles de la même génération vivent, en très gros, un mois de plus. Les dernières coexistent avec de jeunes adultes de l'année actuelle (milieu de juillet).

Bien que les dernières mues s'échelonnent entre des époques très éloignées, ce qui amène un véritable chevauchement des générations, on peut dire qu'elles sont surtout nombreuses dans la dernière moitié de juillet.

c. Influence de la captivité.

Étant donné que, chez les insectes, les parasites agissent principalement par le trouble qu'ils déterminent dans le physiologisme nutritif de leur hôte, il semble qu'on puisse considérer comme une cause générale d'affaiblissement assez voisine du parasitisme les conditions de vie défavorables créées par la captivité. Cette cause artificielle aurait l'avantage de pouvoir être appliquée parallèlement aux deux sortes de gonades, et dans des conditions d'âge aussi comparables que possible. Si les résultats obtenus ne peuvent pas valoir rigoureusement pour la castration parasitaire, ils contiendront en tout cas des indications relatives au facteur principal qui intervient dans ce phénomène.

Un lot assez important de forficules, capturées au milieu de juillet à l'état de larves à terme, a été gardé en captivité jusqu'en hiver. Au commencement d'août tous les individus étaient devenus adultes. Des explorations ont été faites à des dates suffisamment éloignées pour que les changements survenus fussent perceptibles, et en comparant avec les insectes libres. Les résultats sont consignés dans le tableau qui suit.

Insectes captifs.	Insectes libres.
Mi-octobre.	
Tous ont des grégarines.	Des individus indemnes, d'autres avec grégarines.
♂ Testicules très réduits, rappelant ceux des individus qui sortent du repos hivernal, souvent avec des amas jaunâtres dégénératifs à l'extrémité basale.	♂ Testicules en pleine prospérité, même chez la plupart des individus très infestés; parmi ceux-ci quelques-uns montrent des altérations prononcées (atténuation de quelques follicules, présence d'amas jaunes à la base).
♀ Ovaires très en retard, mais sans dégénérescences; œuf basal à peine à moitié développé, sans boules vitellines; spermathèque pleine; grandes différences individuelles (des femelles très infestées dont l'œuf basal est très petit, et alors spermathèque vide).	♀ Ovaires à l'état de maturité, même chez les parasitées; assez souvent quelques ovarioles stériles, ou quelques chambres en dégénérescence, à la partie antérieure de la série.

Mi-novembre.	
♂ Dépérissement testiculaire accentué dans le même sens.	Exploration négligée.
♀ Ovaires généralement à l'état de complète maturité; quelques ovarioles stériles ou ayant des débris dégénératifs, à la partie antérieure de la série.	
Mi-décembre.	
♂ Testicules à l'état de sacs presque vides, avec un contenu résiduel souvent jaunâtre, à la base.	♂ Testicules prospères, sauf quelques cas accidentels.
♀ Ovaires plus qu'à moitié déchargés; corps jaunes et, dans quelques cas, débris d'œufs ayant dégénéré sur place	♀ Ovaires à divers états (les individus disséqués n'étant probablement pas de même âge) : à l'état de complète maturité (avec ou sans résidus jaunes dans les ovarioles antérieurs), à l'état jeune (ovocyte basal à peine au 1/3 de son développement) et dans ce cas spermathèque vide.
Mi janvier.	
Tous les insectes sont à l'état de torpeur hivernale, depuis plusieurs semaines.	Insectes à l'état de torpeur [1].
♂ Particulièrement inactif, émacié. Testicules à l'état de sacs hyalins, vides sur la plus grande partie de leur longueur en partant du haut, avec un très petit paquet résiduel près de la naissance du canal déférent.	♂ Testicules modérément réduits; à l'extrémité apicale, un léger retrait du contenu, montrant l'absence de zone germinale (un seul exemplaire exploré).
♀ Plus remuante et moins amaigrie. Ovaires plus ou moins complètement déchargés à partir des ovarioles supérieurs, avec les mêmes particularités que le mois précédent; un seul exemplaire avec des œufs à moitié développés.	♀ Ovaires sans dégénérescences, mais à ovocyte basal peu développé, montrant qu'il s'agit d'individus devenus adultes à l'arrière-saison [six exemplaires disséqués] [2].

(1) L'état de torpeur est plus ou moins prononcé, sans doute suivant la température, mais les insectes ne sont pas endormis, comme le sont, semble-t-il, les grillons; mis dans un petit cristallisoir, ils cherchent d'abord à s'échapper, puis se calment et se mettent les uns sur les autres en prenant une attitude de repos, les antennes rejetées en arrière.

(2) Cette exploration ne renseigne pas sur l'état des femelles plus âgées, qui, à la fin de l'automne, avaient des ovaires mûrs ou déjà déchargés; elle suffit, en tout cas, pour montrer qu'il ne faut pas s'attendre à trouver, au premier printemps, que toutes les femelles soient comparables entre elles.

Un premier fait ressort de ce tableau, c'est que les deux sortes de gonades ont montré, vis-à-vis de la même cause d'affaiblissement, une impressionnabilité très inégale : tandis que le testicule était rapidement amené à un état de délabrement comparable à celui qui résulte de la sénilité, l'ovaire était simplement ralenti dans son évolution.

Ce résultat semble cadrer mal avec celui qui a été fourni à J. Pérez par les *Andrena* stylopisés, et accepté comme assez général dans ce travail, p 140. Mais il faut répéter ici qu'une comparaison entre les deux sortes de gonades ne serait valable qu'à la condition de les prendre au même stade évolutif, et on ne le fait point en les considérant chez des forficules de même âge Dans cette espèce, le testicule est très évolué et fonctionnel, au moment de la mue, tandis que l'ovaire est extrêmement en retard, c'est-à-dire équivalemment beaucoup plus jeune.

De toutes façons, on peut conserver la formule déjà plusieurs fois employée, savoir que l'action nocive d'une cause d'affaiblissement dépend de l'état actuel des éléments, bien plus que de leur âge par rapport à la dernière mue. Les éléments testiculaires ont succombé parce que, lors des premiers troubles nutritifs occasionnés par la captivité, leur physiologisme exigeait plus que ne donnait le milieu; les éléments ovariens ont résisté parce qu'ils demandaient peu, au moment de la première secousse perturbatrice, et que plus tard, quand les exigences sont venues, cette secousse avait fait place à une véritable adaptation, qui permettait à l'organisme d'y faire face.

Il convient de remarquer encore que, dans l'expérience dont il s'agit, la captivité s'est montrée nuisible durant une première période, à laquelle correspondent l'arrêt de la spermatogénèse et le ralentissement de l'ovogénèse, mais favorable durant une période subséquente, au cours de laquelle les ovaires des femelles captives ont pris une avance sensible sur ceux des femelles libres. Ce dernier résultat paraît d'ailleurs assez naturel, si l'on fait attention qu'il s'est montré aux approches de l'hiver, et qu'à cette époque les conditions de vie à l'état de liberté sont devenues plus dures.

L'avance des ovaires se manifeste par une ponte plus ou moins complète, qui n'a pu, malheureusement, être saisie sur le fait, mais qui semble pouvoir se conclure de l'absence d'œufs mûrs, dans toute une série d'ovarioles, à partir de l'extrémité antérieure des trompes (les autres en étant pourvus), et de la présence corrélative de résidus ayant tous les caractères de corps jaunes. On peut supposer que, si les œufs n'ont jamais pu être retrouvés dans le cristallisoir, c'est que les pondeuses auront été impuissantes à les protéger contre la voracité de leurs congénères.

d. Sur la parasitation par les grégarines.

Quelques simples remarques à ce sujet serviront de complément et de précision aux données exposées dans le corps du travail.

1. Les grégarines n'empêchent pas la dernière mue et ne sont pas nécessaire-

ment expulsées dans cette crise. Ces deux assertions se déduisent simultanément du fait que tous les stades évolutifs du protozoaire s'observent chez des forficules qui sont adultes, mais manifestement trop jeunes pour que la contamination ne remonte pas au-delà de la mue. L'état de jeunesse peut être reconnu, avec une assez grande approximation, soit à la mollesse du tégument, soit à l'état des gonades, notamment des ovaires.

Cette constatation enlève beaucoup de valeur à l'hypothèse dont il est question p. 137, et par contre-coup à l'interprétation parasitaire du dimorphisme de la pince.

2. Si elles n'empêchent pas la dernière mue, les grégarines semblent bien la retarder, au moins lorsqu'elles sont en très grand nombre. Dans le cas, en effet, où elles n'entraineraient aucun retard, on devrait trouver la même proportion d'individus parasités chez les larves mûres et chez les adultes, même durant la période qui suit l'époque de la transformation en masse (fin de juillet, commencement d'août); or, les explorations effectuées durant cette période ont fourni le plus souvent un pourcentage plus élevé pour les larves

D'autre part, parmi les larves retirées en décembre et janvier des quartiers d'hiver, la parasitation était très fréquente. On peut supposer avec beaucoup de vraisemblance qu'il s'agissait d'individus mis en retard par diverses causes, notamment par l'affaiblissement parasitaire.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Ne sont compris dans cette liste que les ouvrages ou travaux directement consultés et indiqués dans le texte, à la suite du nom d'auteur, par les deux derniers chiffres de la date de publication, exceptionnellement par la date complète. Les nombres entre crochets indiquent les pages du présent mémoire où se trouvent ces références.

1909 *Berlese, A.* : Gli Insetti; Milano, I [19, 25, 27, 46, 203, 206, 213].

1895 *Bickford, E.* : Ueber die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisen; Inaugural-Dissertation, Jena [186, 208].

1886 *Blochmann, F.* : Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen; Festschrift Ruperto-Carola, Nat.-med. Ver. Heidelberg [178].

1907 *Bonnevie, K.* : Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen; Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 42 [91].

1897 *Bouin, P.* : Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère; Thèse de Nancy [147, 148, 154, 206, 217].

1911 *Brauns, Fr.* : Zur Biologie des gemeinen Ohrwurms *(Forficula auricularia* L.); Sitzungsb. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch., Rostock, N. F., Bd. 3 [246].

1912 » Die Entstehung der Nährzelle und die Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei *Forficula auricularia* L.; Sitzungsb. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch., Rostock, N. F., Bd. 4 [245].

1910 *Brindley, H. H.*, a. *Potts, F. A.* : The effects of parasitic castration in Insects; Science, new ser., vol. 32 [133, 136].

1904 *Brunelli, G.* : Ricerche sull' ovario degli Insetti sociali; Rendic R. Acc. Lincei, ser. 5, vol 13 [170, 172, 209].

1905 » Sulla distruzione degli oociti nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi; Rendic. R Acc. Lincei, ser. 5, vol. 14 [131, 140, 166].

1906 *Brunelli*, G. : Sulla distruzione degli oociti nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi ed altre ricerche sull' ovario degli Insetti; Rendic. R. Acc. Lincei, ser. 5, vol. 15 [131].

1909 *Deegener*, F. : Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil : *Deilephila euphorbiae* L.; Arch. f. Naturg., 75. Jahrg. [60].

1906 *Dubuisson*, H. : Contribution à l'étude du vitellus; Arch. de Zool. exp. et gén., (4), t. 5 [209].

1844 *Dufour*, L. : Anatomie générale des Diptères; Ann. Sc. nat., 3e série, Zool., t. 1 [27].

1851 » Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères; Mém. des Sav. étrangers, t. 11 [27].

1909 *Ehrlich*, R. : Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes. Ein Beitrag zur Zellpathologie; Arch. f. Zellforsch., Bd. 3 [175].

1896 *Emery*, C. : Le polymorphisme des fourmis et la castration alimentaire; C. R. 3e Congr. intern. de Zool., Leyde [132].

1900 *Escherich*, K. : Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden; Nov. Act. Leop.-Carol. Akad., Bd. 77 [9].

1894 *Giard*, A. : Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton dus au parasitisme et sur le dimorphisme d'origine parasitaire; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 118 [133].

1896 » Exposé des Titres et Travaux scientifiques. Paris [126].

1887 *Giard*, A., et *Bonnier*, J. : Contributions à l'étude des Bopyriens; Travaux de l'Institut zool. de Lille et du Laboratoire de zool. marit. de Wimereux, t. 5 [120, 125, 126, 131, 215].

1901 *Giardina*, A. : Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus;* Intern. Monatschr. f. Anat. u Phys., Bd. 18 [206].

1903 » Intorno ai cangiamenti di forma e di posizione del nucleo cellulare. Considerazioni critiche sul potere di movimento del nucleo; Anat. Anz., Bd. 22 [172, 245].

1872 *Graber*, V. : Anatomisch-physiologische Studien über *Phthirius inguinalis* Leach; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22 [27, 49].

1893-1894 *Grassi, B.*, e *Sandias, A.* : Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Osservazioni sui loro costumi con un appendice sui Protozoi Parassiti dei Termitidi e sulla famiglia delle Embidine; Att. Accad. Gioen. Sc. nat. Catania, (IV), vol. 6 e 7 [131].

1900 *Gross, J.* : Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69 [14, 25, 28, 110, 113].

1903 » Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 18 [14, 17, 25, 56, 57, 83, 113, 170, 171]

1904 » Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L.; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 20 [150].

1905 » Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 22 [28, 49].

1888 *Henking, H.* : Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46 [28, 58, 79, 81, 85].

1891 » Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwickelung bei *Pyrrhocoris apterus;* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 51 [88, 150 (1)].

1892 » Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 54 [17, 28, 91].

1904 *Henneguy, L. F.* Les Insectes, Paris [19, 25, 27, 113, 203].

1907 *Hewit, C. G.* : The structure, development and bionomics of the House-fly, *Musca domestica* LINN.; Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 51, new series [27].

1904 *Holmgren, N.* : Ueber vivipare Insecten; Zool. Jahrb., Syst., Bd. 19 [83].

1892 *Klebahn, H.* : Studien über Zygoten. II; Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 24 [220].

1908 *Knoche E.* : Ueber Insektenovarium unter natürlichen und künstlichen Bedingungen; Verh. D. Z. Ges., 18. Vers. [189].

1909 » Experimentelle und andere Zellstudien am Insektenovarium; Zool. Anz., Bd. 35 [175].

(1) A cette page lire (91) au lieu de (94).

1907 *Köhler, A.* : Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 87 [28].

1886 *Korschelt, E.* : Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums; Zeitsch. wiss. Zool., Bd. 43 [171].

1887a » Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten; Nov. Act. Leop.-Carol Akad., Bd. 51 [11, 16, 25, 32, 57, 80, 110].

1887b » Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier; Zeitschr. wiss. Zool, Bd. 45 [28, 33, 110, 197, 206, 211].

1890-1903 *Korschelt, E.*, u. *Heider, K.* : Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere; Jena [9, 56, 91, 203, 212].

1869 *Kramer, P.* : Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Gattung *Philopterus*; Zeitschr wiss. Zool., Bd. 19 [49].

1886 *Laboulbène, A.* : Note sur des œufs remarquables d'un Insecte Diptère; Ann. Soc. Ent. de Fr., 1886 [82].

1907 *Léger, L.* : Un nouveau Myxomycète, endoparasite des Insectes; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 145 [244].

1855 *Leuckart, R.* : Ueber die Micropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern; Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1855 [25, 28, 31, 46, 49, 52, 53, 55, 56, 81, 85, 86, 98, 109, 111, 113].

1885 » Ueber die Entwicklung der *Sphaerularia Bombi*; Zool. Anz., 8 [129, 163].

1887 » Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden; Abhandl. d. König. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Mathem.-phys. Classe, Bd. 13 [127, 129 (1), 244].

1912 *Lévy, R.* : Relations entre l'arachnolysine et les organes génitaux femelles des Araignées (Epeirides); C. R. Ac. Sc. Paris, t. 154 [187].

1867 *Leydig, Fr.* : Die Eierstock und die Samentasche bei den Insecten; Nov. Act. Leop.-Carol. Akad., Bd. 33 [26, 28, 56, 85, 87, 113].

1892-95 *Lowne, Th. B.* : Anatomy and Physiology of the Blow-fly *(Calliphora erythrocephala)*. London [53, 80, 81, 82, 83].

1897 *Marchal, P.* : La castration nutriciale chez les hyménoptères sociaux; C. R. Soc. Biol., Paris, IV [132].

(1) A cette page lire (1887) au lieu de (1885).

1911 *Matausch, J.* : The effects of parasitic castration in Membracidae; Journ. of the New-York Ent. Soc., Vol. 19 [134].

1904 *Meijere, J. C. H. (de)* : Beiträge zur Kenntniss der Biologie und der systematischen Verwandschaft der Conopiden; Tijdschr. voor Ent., 46e deel [56].

1906 » Die Lonchopteren des paläarktischen Gebietes; Tijdschr. voor Ent., 49e deel [188].

1854 *Meissner, G.* : Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. I u. II; Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 6 [9, 13, 28, 56, 79, 85].

1869 *Melnikow, N.* : Beiträge zur Embryonalentwickelung der Insecten; Arch. f. Naturg., Bd. 35 [49].

1906 *Mercier, L.* : Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes; Arch. Zool. exp. et gén., (4), t. 5 [219].

1907 » Sur la mitose des cellules à *Bacillus cuenoti;* C. R. Ac. Sc., Paris, t. 145 [120].

1908 » Néoplasie du tissu adipeux chez des Blattes *(Periplaneta orientalis* L.) parasitées par une Microsporidie; Arch. f. Protistenk., Bd. 11 [121].

1899 *Meves, Fr.* : Ueber den Einfluss der Zellteilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve; Festschr. v. KUPFFER, Jena [121].

1905 *Mirande, M.* : Sur la présence d'un «corps réducteur» dans le tégument chitineux des Arthropodes; Arch. d'Anat. micr., t. 7 [97].

1904 *Mollison, Th.* : Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von *Melolontha vulgaris;* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 77 [212].

1898 *Montgomery, Thos. H. Jr* : The spermatogenesis in *Pentatoma* up to the formation of the Spermatid; Zool. Jahrb., Morph., Bd. 12 [150, 151, 152].

1907 » On the Maturation Mitoses and Fertilization of the Egg of *Theridium;* Zool. Jahrb., Anat., Bd. 25 [90].

1910 » On the Dimegalous Sperm and Chromosomal Variation of *Euschistus,* with Reference to Chromosomal Continuity; Arch. f. Zellforsch., Bd. 5 [150].

1910 *Morril, Ch. V.* : The Chromosomes in the Oögenesis, Fertilization and Cleavage of Coreid Hemiptera; Biol. Bull., Vol. 19 [89].

1906 *Munson, J. P.* : Spermatogenesis of the butterfly, *Papilio rutulus;* Proc. Boston Soc. Nat. H., vol. 33 [150, 151].

1911 *Nielsen, J. C.* : Undersogelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder; Vidensk. Meddel. fra den naturh. For., Bd. 63 [41].

1898 *Packard, Alph. S.* : Text-book of Entomology. New-York, 1898 [19, 27, 28].

1898 *Pantel, J.* : Le *Thrixion Halidayanum* Rond., essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires; La Cellule, t. 15 [43, 48, 118, 121, 130].

1909 » Notes de neuropathologie comparée, ganglions de larves d'Insectes parasités par des larves d'Insectes; Le Névraxe, vol. 10 [170].

1910 » Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique; La Cellule, t. 26 [41, 45, 48, 49, 96, 98, 130, 139, 166, 170, 218].

1906 *Pantel, J.*, et *de Sinéty, R.* : Les cellules de la lignée mâle chez le *Notonecta glauca;* La Cellule, t. 23 [88, 151, 159].

1899 *Paulmier, F. C.* : The Spermatogenesis of *Anasa tristis;* Journ. of Morph., vol. 15, Suppl. [150].

1910 *Pérez, Ch.* : Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg.; Arch. Zool. exp. et gén., (5), t. 4 [219].

1886 *Pérez, J.* : Des effets du parasitisme des *Stylops* sur les Apiaires du genre *Andrena;* Act. Soc. linn., Bordeaux, vol. 40 [126, 128, 140].

1900 *Rabes, O.* : Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis* L.; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 67 [212].

1738 *Réaumur, R. A. F. (de)* : Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Paris, 1738 [82, 111].

1908 *Reichenow, Ed.* : Die Rückbildungserscheinungen am Anourendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung fur die Zellforschung; Arch. mikr. Anat., Bd. 72 [190].

1909 *Roubaud, E.* : Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis*; C. R. Acad. Sc., Paris. t. 148 [188].

1910 » Recherches sur la biologie des *Synagris*; Ann. Soc Ent. Fr., vol. 79 [46].

1911 » Études biologiques sur les Glossines du moyen Dahomey; C. R. Acad. Sc., Paris, t. 152 [188].

1899 *Rückert, J.* : Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier; Festschr. KUPFFER, Jena, 1899 [89].

1910 » Ueber Polyspermie; Anat. Anz., Bd. 37 [90].

1886 *Sasaki, C.* : On the life-history of *Ugimyia sericaria* RONDANI; Journ. Sc. Coll. of the Imp. Univ. of Japan, 1886 [27].

1885_a *Schneider, A.* : Ueber die Entwickelung der *Sphaerularia Bombi*; Zool. Beitr. v. SCHNEIDER, Bd. I [122 126, 127, 244].

1885_b » Fortgesetzte Untersuchungen über *Sphaerularia Bombi*; Zool. Beitr. v. SCHNEIDER, Bd. I [127, 163].

1885_c » Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten; Zool. Beitr. v. SCHNEIDER, Bd. I [206 (¹)].

1837 *Siebold, Th. (von)* : Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere; Arch. f. Anat., Phys. und wiss. Medicin, Jahrg. 1837 [27].

1901 *Sinéty, R. (de)* : Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes; Thèse de Paris. Lierre, 1901 [29, 45, 119, 149, 188].

1907 *Soyer, Ch.* : Nouvelle série de faits cytologiques relatifs à l'ovogénèse des insectes; C. R. Soc. de Biol. de Paris, t. 63 [212].

1910 *Stevens, N. M.* : An unequal pair of Heterochromosomes in *Forficula*; The Journ. exper. Zool., vol. 8 [149].

1911 *Strickland, E. H.* : Some Parasites of Simulium Larvae and their Effects on the Development of the Host; Biol. Bull., vol. 22 [243].

1886 *Stuhlmann, Fr.* : Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und *Peripatus*; Ber. d. Naturforsch. Ges., Freiburg i. B., Bd. 1 [56, 80].

1889 *Voeltzkow, A.* : Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*; Arb. aus d. Zool.-Zoot. Instit. Würzburg, Bd. 9 [91].

(¹) A cette page lire (85_c) au lieu de (85)

1903 *Voinov, D. N.* La spermatogénèse d'été chez le *Cybister ræselii;* Arch. de Zool. exp. et gén., (4), t. 1 [151, 152].

1864 *Weismann, A.* : Die Entwicklung der Dipteren; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 13 u. 14 [13, 79, 83, 94 (1)].

1906 *Wesché, W.* : The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth; Trans. Linn. Soc. London, II. Ser., Zool., vol. 9 [27].

1910 *Wheeler, W. M.* : The Effects of parasitic and other kinds of castration in Insects Journ. exp. Zool., vol. 8 [122, 125, 131, 132, 134, 216, 243].

1910 *Wieman, H. L.* : The degenerated cells in the testis of *Leptinotarsa signaticollis;* Journ. of Morph., vol. 21 [206].

1895 *Wilcox E. V.* : Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen;* Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College, vol. 27 [150, 151, 158].

1886 *Will, L.* : Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus* L; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 43 [245].

1900 *Wilson, E. B.* : The cell in development and inheritance. New-York, 1900 [217].

1906a *Zweiger, H.* : Die Spermatogenese von *Forficula auricularia;* Zool. Anz., Bd. 30 [149, 152].

1906b » Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L.; Inaugural-Dissertation, Jena, 1906 [147, 149, 152].

(1) A cette page lire (64) au lieu de (63).

EXPLICATION DES PLANCHES (¹).

PLANCHE I.

FIG. 1-9. *Chorion de la face ventrale de l'œuf, chez quelques espèces où il est adhésif.*

FIG. 1. *Nemorilla maculosa* MEIG., partie du chorion incomplètement formé et de l'épithélium choriogène correspondant. — *cl*, région latérale du chorion; — *cv*, sa région ventrale, plus mince; — *fl*, *fv*, régions correspondantes de l'épithélium; il est bas là où le chorion est épais, haut là où il est mince; les cellules de la région ventrale offrent entre elles des différences de structure et de colorabilité tenant peut-être à leur état physiologique, et des différences de hauteur dépendant de leur situation : basses près de la ligne de contour latéral (à gauche de la figure) et de la ligne médiane (côté droit de la figure), elles atteignent leur plus grande hauteur entre ces deux limites; la hauteur des cellules paraît être en rapport avec la future production des nodules adhésifs; — *l*, lamelle latérale prolongeant l'angle de raccordement du chorion ventral avec le latéral; elle se montre enroulée du premier coup, et ses cellules formatrices ne se distinguent pas, aux stades rencontrés, des cellules banales. — Liq. picro-formo-acétique. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [35, 36, 37].

FIG. 2. *Id.*, mêmes parties au moment où l'œuf est prêt à abandonner l'ovariole; les limites cellulaires sont indistinctes, les noyaux déjà altérés. — *na*, nodules adhésifs du chorion ventral; autres lettres comme FIG. 1. — Même traitement et même gross. [35, 36, 37].

FIG. 3. *Meigenia floralis* MEIG., partie du chorion ventral incomplètement formé *cv*, et de l'épithélium choriogène correspondant *fv*; limites cellulaires indistinctes, noyaux aplatis mais non altérés; le chorion est mince, par rapport à celui de la région dorsale, et l'épithélium offre une colorabilité spéciale, indice du dernier travail choriogène qui va donner la zone superficielle adhésive. — Même traitement. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750).

FIG. 4. *Gymnosoma rotundatum* L., coupe transversale du chorion au moment où l'œuf va abandonner l'ovariole (la dépression, qui est naturelle, a été exagérée

(¹) On indiquera entre crochets les pages du texte où il est question de la figure.

dans les traitements). Sur la face ventrale, une formation adhésive en gâteau d'abeilles se présente aux faibles grossissements comme une frange grossière *ca*. — A × 4 (gross. : 97) [38].

FIG. 5. *Id.*, coupe de cette formation perpendiculairement aux parois latérales des alvéoles. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [38].

FIG. 6. *Id.*, partie antérieure d'une chambre ovocytaire très avancée, coupe sagittale; une forte rétraction due aux réactifs a altéré le contour de la cavité choriale, en ratatinant outre mesure la masse de l'ovoplasme et l'épithélium choriogène. — *ca*, formation adhésive, alvéoles intéressés obliquement; — *cd*, chorion dorsal; — *cr*, grande crypte respiratoire encore inachevée; — *cv*, chorion ventral, paraissant ici passer à la formation adhésive sans la ligne de démarcation bien tranchée visible sur d'autres coupes (FIG. 4, 8); — *fd*, épithélium choriogène de la face dorsale, à cellules usées et aplaties, invaginé au niveau de la crypte, épaissi mais irrégulier en avant; — *fv*, épithélium de la face ventrale; — *m*, pertuis micropylaire; en regard, dans l'épithélium, une condensation mal arrêtée dans sa forme, peut-être le conducteur (?); — *mv*, membrane vitelline; — *nv*, quelques noyaux entassés, pouvant appartenir aux cellules formatrices du micropyle ou aux cellules épithéliales de la chambre nourricière actuellement résorbée presque en entier; — *o*, ovoplasme. — PÉRÉNYI. — Même gross. [9, 38, 39, 52, 100, 101].

FIG. 7. *Id.*, partie dorsale d'une chambre ovocytaire moins avancée, coupe sagittale; *cd*, *fd*, *mv*, *o*, comme FIG. 6. — Même préparation et même gross. [38].

FIG. 8. *Id.*, région ventrale de cette même chambre montrant la formation de la couche adhésive alvéolaire et l'état correspondant de l'épithélium choriogène. — *al*, alvéole vide intéressé longitudinalement; — *ao*, cavité appartenant à un alvéole coupé obliquement; — *ca*, ensemble de la formation alvéolaire constituée d'une substance homogène qui tranche principalement par sa colorabilité sur le chorion ventral *cv*; — *fv*, épithélium choriogène ventral, de caractères très particuliers à ce stade : chaque cellule fait vers l'intérieur une saillie en forme de gros pseudopode où est logé le noyau et qui correspond à la cavité d'un alvéole (la rétraction violente due aux réactifs a produit ici un retrait général vers l'extérieur); — *o*, ovoplasme recouvert d'une membrane vitelline nette. — Même préparation et même gross. [38, 39].

FIG. 9. *Id.*, partie de l'épithélium ventral *fv*, à un stade un peu plus avancé où il passe, par suite de la rétraction totale de la saillie nucléigère, à l'état réalisé FIG. 6; la rétraction, presque achevée à droite, où on ne voit plus qu'un reste de saillie cytoplasmique, est imminente à gauche; les saillies cytoplasmiques sont limitées par un contour net; les noyaux se déforment en émettant (passivement?) des protubérances simples ou multiples dirigées dans le sens du mouvement de rétraction. — *ni*, noyau avant la rétraction. — *nr*, noyau après la rétraction. — Même préparation. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [39].

Fig. **10-18**. *Étude extérieure de l'appareil micropylaire.*

FIG. **10**. *Tricholyga major* B. B., région antérieure de la valve inférieure de la coquille désarticulée dans l'acte de l'éclosion, préparation *in toto;* suivant la ligne médiane, une rosace micropylaire ayant au centre un double pertuis; autour de la rosace, le chorion est finement pointillé ou montre par places le polygonage habituel; le bord libre de la valve offre une striation radiale d'aspect fuyant, qui dépend de la structure profonde, et une zone tout à fait claire qui tient au biseau résultant de la désarticulation (?). — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [21, 52, 53].

FIG. **11**. *Winthemyia 4-pustulata* F., fragment de la valve supérieure de la coquille désarticulée dans l'éclosion, portant la rosace micropylaire; une aréole centrale relativement très grande et à contour irrégulier correspond au pertuis micropylaire; le bord libre du fragment offre une apparence de large bande qui n'est que la coupe optique du chorion devenu subitement déclive. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [21, 52, 53].

FIG. **12**. *Echinomyia fera* L., partie antérieure de l'œuf observé à frais dans l'eau salée, coupe optique. — *m*, pertuis micropylaire. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [52].

FIG. **13**. *Bigonichaeta setipennis* Fall., partie antérieure de l'œuf observé à frais dans les mêmes conditions; la plasmolyse a déterminé un retrait considérable de l'ovoplasme *ov*, demeuré en rapport avec le micropyle par un cordon *cmi*, qui ne peut être autre chose que la membrane vitelline affaissée sur elle-même; le chorion est fortement et irrégulièrement épaissi autour du micropyle. — D × 2 (gross. : 220) [56].

FIG. **14**. *Gonia atra* Meig., région antérieure de l'œuf observé en coupe optique dans une préparation *in toto* de la trompe; le conducteur micropylaire *cm* parait être en continuité de substance avec l'ovoplasme. — Liq. picro-formo-acétique. — Même grossissement [54, 55, 56].

FIG. **15**. *Id*. vue extérieure de l'appareil micropylaire d'après un œuf gonflé par absorption d'eau; la région ventrale *v*, mince et claire, se projette en dehors de la partie dorsale *d*, rigide et obscure, et montre une rosace micropylaire à reliefs assez marqués, avec un conducteur en cône émoussé, *cm*. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [20, 54].

FIG. **16**. *Xysta holosericea* F., partie antérieure de l'œuf examiné à frais en coupe optique; l'appareil micropylaire *m* est dépourvu de conducteur externe. — D × 2 (gross : 220) [55].

FIG. **17**. *Fausta radicum* B. B., partie antérieure de l'œuf extrait de l'utérus incubateur et examiné à frais dans l'eau salée; il n'existe pas de conducteur; le micropyle est occupé par un volumineux paquet de spermies enchevêtrées, *sp*. — Même grossiss. [85, 86, 108].

FIG. **18**. *Plagia ruralis* Fll., partie antérieure de l'œuf extrait de l'utérus incubateur, traité par la potasse faible et monté en milieu aqueux; il existe un conducteur micropylaire externe *cm*, qui s'est gonflé dans sa région distale en prenant l'aspect d'un panache, mais a conservé sa forme dans sa région proximale. — Même gross. [54, 55].

PLANCHE II.

Fig. **19-25**. *Étude extérieure de l'appareil micropylaire et de la pénétration des spermies.*

FIG. **19**. *Cyrtophlebia ruricola* Meig., partie antérieure d'un œuf extrait de l'utérus incubateur immédiatement en arrière de l'appareil spermathécal et examiné dans l'eau salée; pas de conducteur micropylaire extérieur, un paquet de spermies pendant du micropyle; ici, la membrane vitelline a suivi l'ovoplasme *or* dans son retrait plasmolytique, mais un filament spermien *sp*, qui était, semble-t-il, pelotonné en boucles lâches encore partiellement visibles au-dessous de la région du micropyle, a été rectifié par entraînement de sa partie céphalique, et se laisse suivre sur tout un parcours dans la zone superficielle de l'ovoplasme. — [85, 86, 87, 108].

FIG. **20**. *Compsilura concinnata* Meig., pôle antérieur d'un œuf pris dans la trompe et observé à frais. — *cm*, conducteur micropylaire de grandes dimensions; — *o*, ovoplasme; — *rm*, région micropylaire du chorion en coupe optique, avec indication de quelques saillies vagues, aperçues en vue superficielle autour du conducteur. — D × 4 (gross. : 390) [53, 54, 68].

FIG. **21**. *Id.*, même partie dans un œuf extrait de l'utérus incubateur; pas de conducteur micropylaire externe; une seule spermie pendante en un point où aucun pertuis n'est reconnaissable, probablement parce qu'il est aveuglé par un conducteur interne. — Même gross. [53, 54, 85, 86, 108].

FIG. **22**. *Vibrissina demissa* Rnd., même partie dans l'œuf extrait de l'utérus incubateur et contenant une larve prête à éclore. — *cm*, conducteur micropylaire pareil à celui de *Compsilura*, fig. **20**, mais accidentellement penché; — *sp*, faisceau axial de filaments spermiens, encore très nets à cette époque reculée; la partie épaisse du chorion forme une calotte vue en raccourci, chargée au voisinage immédiat du conducteur de fines sculptures. — D × 4 (gross. : 390) [53, 54, 85, 86].

FIG. **23**. *Id.*, même partie dans un œuf extrait du même utérus et contenant de même une larve complètement développée; aucune trace de conducteur externe; un riche faisceau de spermies *sp;* deux appendices aciculaires *ch* représentent les restes d'une charpente squelettique dépendant du chorion, et servant à soutenir le conducteur externe, qui peut être facilement entraînée dans la chute de cet appendice. — Aprochr. 2. 1,30 × 4 (gross : 500) [53, 54, 55, 85, 86].

FIG. **24**. *Id.*, même partie dans un œuf ne montrant ni conducteur externe ni paquet spermien, la charpente squelettique *ch* se détachant avec netteté sous la forme de fines aiguilles divergentes. — Même gross. [53, 55].

FIG. **25**. *Paraplagia trepida* Meig., région antérieure d'un œuf extrait de l'utérus incubateur et examiné en coupe optique dans l'eau salée, où la plasmolyse est survenue; toute la région polaire est occupée par un paquet de spermies très étalé en largeur; la membrane vitelline est restée adhérente à la région micropylaire, mais le sac *cmi*, formé par suite de son affaissement, n'est plus vide de substance ovoplasmique comme celui de *Bigonichaeta*, fig. **13**. - *or*, ovoplasme rétracté. — D × 2 (gross. : 220) [55, 85, 86].

FIG. **26-34**. *Cryptes respiratoires.*

FIG. **26**. *Winthemyia 4-pustulata* F., groupe de cinq cryptes respiratoires se détachant sur le polygonage ordinaire (région antérieure du chorion dorsal), les deux de gauche à limite commune indistincte; chaque crypte est incomplètement fermée par une crépine à contour polygonal largement perforée au milieu, et prend part avec les grandes aréoles banales à la constitution d'une sorte de carrelage combiné — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [102].

FIG. **27**. *Id.*, groupe de deux cryptes empruntées à un œuf où la crépine obturatrice est complète. — Même gross. [102].

FIG. **28**. *Meigenia floralis* Meig., fragment du chorion dorsal portant un semis de cryptes; leur contour est arrondi; elles sont fermées par une crépine complète à larges mailles et siègent tantôt à un nœud, tantôt sur une ligne du polygonage général. — Même gross. [102].

FIG. **29**. *Id.*, partie d'une coupe du chorion dorsal très incomplètement formé *cd*, et de l'épithélium choriogène correspondant *fd*, passant par une crypte *cr;* les limites cellulaires sont indistinctes, circonstance tenant très probablement à la mauvaise fixation, et les noyaux encore isodiamétraux; la crypte dépend d'une cellule ici indistincte; elle consiste en une excavation choriale ayant un plancher à texture lâche, formé de filaments noueux et rameux; le cytoplasme de la cellule formatrice n'est plus présent dans l'excavation que sous la forme d'une saillie plongeante — Liq. picro-formo-acétique. — Même gross. [9, 24, 102, 103]

FIG. **30**. *Id.*, partie d'une coupe du chorion dorsal sensiblement plus avancé *cd*, et de l'épithélium choriogène correspondant *fd*, passant par trois cryptes *cr;* l'épithélium est moins haut qu'au stade précédent et les noyaux, déjà aplatis, commencent à montrer des signes d'altération; les deux cryptes de droite sont coupées suivant un plan médian, et montrent le cytoplasme de la cellule formatrice en voie de rétraction; celle de gauche est intéressée moins profondément et, prise seule, ferait penser à une excavation entièrement intrachoriale; le chorion laisse apercevoir dans

sa zone interne une série de points perliformes et une striation radiale plus visibles sur d'autres préparations. — Même technique et même gross. [22, 24, 102, 103].

FIG. **31**. *Tricholyga major* B.B., groupe de cryptes de la région dorsale antérieure; la crépine obturatrice est arrondie; ses larges mailles sont subdivisées en aréoles de second ordre placées à un niveau un peu inférieur; le polygonage ordinaire n'est bien distinct qu'en dehors du groupe. — Même gross. [104].

FIG. **32**. *Id.*, groupe emprunté à la région postérieure; la crépine est d'allure plus irrégulière et peut se montrer perforée d'une fenêtre médiane à peine plus grande que les mailles ordinaires (crypte inférieure), ou beaucoup plus grande (crypte supérieure) — Même gross. [104].

FIG. **33**. *Id.*, fragment d'une coupe transversale du chorion comprenant : couche adhésive *ca*, chorion dorsal *cd*, chorion ventral *cv*, et crypte *cr;* les détails structuraux, assez mal rendus sur le dessin, sont à interpréter d'après les explications données sur la FIG. **1**$_{t}$ (page 31); la crypte est une excavation dont le plancher est constitué suivant toute son épaisseur par un système de filaments rameux, irréguliers, entresoudés fréquemment, et le plafond par une lame en apparence continue et simple, représentant une crépine fermée à reliefs estompés (?). — Même gross. [22, 104].

FIG. **34**. *Nemorilla maculosa* MEIG., fragment d'une coupe transversale de l'œuf mûr, comprenant : chorion dorsal *cd,* chorion ventral *cv*, lamelle latérale enroulée *l*, nodules adhésifs *na* (c'est par erreur que l'ovoplasme a été dessiné sans membrane vitelline arrêtée; les détails structuraux du chorion, assez indistincts sur la coupe ici reproduite, ont été décrits sur la figure semi-schématique **5**$_{t}$ (page 35); le chorion dorsal contient deux cryptes voisines, situées plus superficiellement que celles de *Tricholyga* et ouvertes; leur plancher comprend, au-dessous d'une zone à structure lâche, une zone assez épaisse à structure commune. — Apochr 2. 1,30 × 4 (gross. : 500) [9, 10, 22. 35, 105].

PLANCHE III.

FIG. **35-43**. *Cryptes et autres dispositifs respiratoires.*

FIG. **35**. *Gymnosoma rotundatum* L., fragment du chorion dorsal comprenant la crypte respiratoire, unique mais remarquablement grande, située un peu en dehors de la ligne médiane, et l'appareil micropylaire, lequel siège au bord même, en avant; la crypte est fermée par une grande crépine à contour vaguement triangulaire, comprenant un cadre bien marqué et un contenu aréolé qui semble parfois faire défaut; en dehors du cadre, une grande rosace dont les éléments, assez visiblement centrés sur lui, vont en s'estompant à mesure qu'ils s'en éloignent l'appareil micropylaire montre une large excavation médiane et une rosace d'aréoles circonscrites par des crêtes saillantes, tout l'ensemble étant assez inégal pour que le contour libre de l'œuf paraisse comme crénelé à ce niveau; on a tenu compte, dans le dessin, de la

partie déclive du chorion, dont la coupe optique montre l'existence d'un épaississement micropylaire — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [21, 53, 100].

FIG. **36**. *Frontina laeta* Meig., partie d'une coupe du chorion et de l'épithélium choriogène correspondant, au moment où l'œuf est près d'abandonner l'ovariole; l'épithélium très épuisé est réduit à l'état d'une pellicule où les noyaux sont aplatis et condensés. — *cr*, plage respiratoire du chorion dorsal, caractérisée par une épaisseur générale plus grande, des espaces intrachoriaux plus vastes, irréguliers s'ouvrant fréquemment au dehors; — *d*, chorion dorsal; les piliers qui unissent les deux limitantes sont tellement élargis contre ces lames que les interespaces prennent l'apparence d'oves; à gauche, le chorion dorsal passe brusquement au chorion ventral homogène. — Apochr. 2, 1.30 × 6 (gross : 750) [20, 107, 108].

FIG. **37**. *Gonia atra* Meig., chorion vu de face d'après une coupe rasante fortement colorée à l'hématoxyline ferrique et correctement différenciée; les ronds clairs semblent correspondre à des pertuis mettant les interespaces internes en rapport avec l'extérieur. — Même gross. [20].

FIG. **38**. *Frontina laeta* Meig., chorion dans les mêmes conditions; le fond gris correspond à la limitante externe; les petites images anguleuses plus colorées sont les projections des piliers, et les orifices clairs, arrondis, disséminés entre elles, correspondent à des pertuis qui mettent en rapport avec l'extérieur l'ensemble des interespaces. — Même gross. [20].

FIG. **39**. *Fausta radicum* B. B., chorion dans les mêmes conditions; le fond gris correspond à la limitante externe, ici très fine; les gros points colorés sont les projections des piliers; les pertuis paraissent manquer. — Apochr. 2, 1.30 × 12 (gross. : 1500) [18, 20].

FIG. **40**. *Id.*, chorion en coupe perpendiculaire (le côté supérieur de la figure correspond à la face interne); l'image est scalariforme, les échelons étant représentés par des piliers déliés qui peuvent s'élargir, notamment en s'appliquant sur la limitante interne, d'où les aspects de très gros points dans les vues de face. — Même gross. [18].

FIG. **41**. *Micropalpus pudicus* Rnd., partie du carrelage aérifère aux moyens grossissements. — D × 2 (gross. : 220) [108].

FIG. **42**. *Cyrtophlebia ruricola* Meig., différence à frais entre les parties pneumatisées (à gauche et en bas) et les parties non pneumatisées (à droite en haut) du chorion [98].

FIG **43**. *Blepharidea vulgaris* Fall., chorion de face aux forts grossissements, d'après une coupe rasante fortement colorée; les lignes du polygonage apparaissent comme de larges bandes claires anastomosées; le fond gris correspond à une limitante mince portant çà et là des pertuis ronds, comme dans le cas de *Frontina*, FIG **38**; les images en bois de cerf qui garnissent l'intérieur des aréoles et se

montrent surtout développées sur leurs bords (d'où la régularité des bandes de l'aréolage) sont l'équivalent des petites images anguleuses de la FIG. **38**, et correspondent à des piliers en forme de lames irrégulièrement et capricieusement gondolées; dans les larges bandes de l'aréolage, qui correspondent aux limites communes des cellules choriogènes, les piliers semblent faire défaut. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [20].

FIG. **44-45.** *Caryopathologie.*

FIG. **44.** *Vanessa urticae* L., deux noyaux musculaires devenus libres dans la dégénérescence d'une fibre qui logeait une jeune larve de *Sturmia pupiphaga* (observation à frais dans le liquide histolytique ultérieurement additionné de vert de méthyle acétique); la division indirecte que montre le noyau de gauche démesurément tuméfié pourrait être interprétée comme un indice de survie (?); l'épaisseur anormale de la membrane, facile à saisir grâce aux granules qui en dessinent le contour interne, semble témoigner d'une lutte nécrobiotique dans laquelle le noyau aurait protégé temporairement son intégrité. — D × 4 (gross. : 390) [219].

FIG. **45.** *Tach.* V., deux noyaux de l'épithélium tégumentaire d'une larve morte, dont les organes semblent n'avoir succombé que successivement; une épaisse membrane à double contour, de même signification probable que celle du cas précédent, a résisté aux bactéries, qui, réunies en monceaux grouillants, ont digéré toutes les parties cytoplasmiques; le réseau chromatique est condensé, sans doute par plasmolyse, en un amas qui peut inclure le corps nucléolaire (homogène) ou lui être accolé. — Même gross. [220].

FIG. **46-53.** *Phénomènes cytopathologiques de la castration parasitaire indirecte chez le mâle de « Forficula ».*

FIG. **46.** *Forficula auricularia* L., hébergeant une forte larve III^re^ de *Bigonichaeta setipennis*, trois cystes de spermatocytes I empruntés à la région du testicule la moins ravagée. — *A*, cyste d'apparence presque normale, à structures nucléaires et mitochondriennes correctes, où néanmoins les spermatocytes sont fusionnés en un complexe syncytial (incomplètement reproduit), et où des altérations s'annoncent dans un noyau de cyste et dans la zone de cytoplasme qui le contient; — *B*, reste d'un cyste très dépeuplé, montrant divers noyaux cystiques tuméfiés, plongeant dans une masse cytoplasmique vacuoleuse, et des spermatocytes à noyaux corrects, mais à corps cytoplasmiques fusionnés; — *C*, reste ne comprenant que des noyaux cystiques très tuméfiés et plongeant dans une masse indivise de cytoplasme vacuolisé. — FLEMMING, HEIDENHAIN. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [158, 160, 161].

FIG. **47.** *Id.*, groupe comprenant en bas deux noyaux cystiques gonflés, paraissant entourés d'une zone vacuoleuse imitant un corps cytoplasmique (?), et en

haut quelques spermatocytes I à noyau et à condensation mitochondriale bien conservés, mais à cytoplasmes fusionnés; deux corps sombres arrondis correspondent à des résidus dégénératifs. — Même préparation et même gross [158, 160].

FIG. **48.** *Id.*, un spermatocyte double à fort grossissement (cellule *b* de la FIG. **50**); les structures sont, dans tous les détails, celles des éléments simples correspondants; le duplicisme s'indique dans le noyau par sa forme allongée, excavée à gauche, et dans la condensation mitochondrienne par des modifications de forme correspondantes. — Même préparation. – Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [160].

FIG. **49.** *Id.*, groupe de spermatocytes I devenu flottant par suite de la destruction de la paroi cystique, comprenant des éléments hétérogènes : en bas des spermatocytes en métaphase, à *n*/2 chromosomes; en haut un élément beaucoup plus grand, saisi également en métaphase, où il faut admettre en gros *n* chromosomes, spermatocyte double, comme celui de la FIG. **48**; au milieu, des spermatocytes I à diverses étapes de l'accroissement — Même préparation. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [158, 159, 160].

FIG. **50.** *Id.*, groupe hétérogène relevé dans des conditions analogues. — *a*, spermatocytes normaux; — *b*, le spermatocyte double dessiné isolément FIG. **48**; — *c*, spermatocyte en état de résorption; — *d*, amas globuleux de restes dégénératifs indéchiffrables (plus sombre et plus dense que n'indique le dessin). — Même préparation et même gross. [158, 159, 160, 161].

FIG. **51.** *Id.*, groupe plus hétérogène relevé dans des conditions analogues, comprenant : un faisceau de filaments spermiens à droite; un spermatocyte en division en bas; deux spermatides, l'une à droite marqué *spd*, l'autre à gauche et en bas, près de la cellule en division; divers spermatocytes au repos, sains ou altérés, et un complexe résiduel en voie de résorption à gauche de *spd*. — Même préparation et même gross. [158, 159, 160, 161].

FIG. **52.** *Id.*, groupe de spermies en désordre et de noyaux cystiques devenus libres à la base du testicule par la désagrégation prématurée de la membrane plasmodiale; les noyaux ont une structure dégradée et montrent de fréquents indices de fragmentation. — Même préparation, même gross. [161, 162].

FIG. **53.** *Id.*, groupe relevé dans la zone des spermatogonies, comprenant : une colonie spermatogoniale en métaphase, très régulière, trois complexes syncytiaux à des degrés divers d'altération, six spermatogonies au repos, d'aspect normal, mais ne montrant pas de limites cellulaires, un noyau spermatogonial très altéré et un autre réduit à l'état de boule homogène. — Même préparation, même gross. [158].

PLANCHE IV.

FIG. **54-69**. *Structure et développement des enveloppes de l'œuf.*

FIG. **54**. *Ptychomyia selecta* MEIG., chorion et membrane vitelline de la région dorsale, état définitif en coupe perpendiculaire. — *cr*, crypte respiratoire ouverte; — *le*, limitante externe du chorion; — *li*, limitante interne; — *mv*, membrane vitelline; — *o*, ovoplasme; — *p*, piliers unissants, cessant de se colorer et de se montrer distincts au voisinage de la limitante externe; - *r*, vide de rétraction. — Apochr. 2, 1,30 X 12 (gross. : 1500) [9, 22, 105].

FIG. **55**. *Id.*, mêmes formations à un stade antérieur. — *c*, chorion en voie d'organisation, à piliers peu colorables et mal arrêtés dans leur forme; – *f*, épithélium choriogène, simple contour des cellules (allongées et couchées, à ce stade et dans cette région); — *l*, lacunes accidentelles; — *mv*, membrane vitelline, beaucoup plus épaisse qu'au stade de la FIG. **54**; — *o*, ovoplasme. — Même gross. [22, 24].

FIG. **56**. *Meigenia floralis* MEIG., chorion et membrane vitelline de la région dorsale à un stade très avancé. — *c*, chorion ne laissant reconnaître aucun détail structural; — *f*, esquisse des cellules choriogènes, longues et couchées; — *mv*, membrane vitelline encore très épaisse, homogène. — Même gross. [11, 24].

FIG. **57**. *Id.*, coupe de la membrane vitelline *mv* plus jeune, se montrant comme une bande épaisse, incluant çà et là des vacuoles; — *o*, ovoplasme. — Même gross. [12].

FIG. **58**. *Micropalpus pudicus* RND., état définitif des enveloppes d'après une coupe de l'œuf traité dans l'utérus incubateur. — *c*, chorion offrant des parties plus épaisses d'aspect scalariforme et des parties plus minces à structure indistincte; — *mv*, membrane vitelline homogène, colorable, appliquée sur l'ovoplasme *o* et l'accompagnant dans le retrait provoqué par les réactifs. — Même gross. [9, 20, 109].

FIG. **59**. *Id.*, membrane vitelline *mv* plus jeune, à un stade où le chorion est encore absent; région postérieure de la chambre ovocytaire où les noyaux *n* de l'épithélium choriogène passent de la forme aplatie, qu'ils ont sur le contour latéral de l'œuf, à la forme arrondie qu'ils ont au pôle postérieur; la membrane vitelline émet dans l'ovoplasme des expansions qui s'y épuisent insensiblement. — Même gross. [11].

FIG. **60**. *Fausta radicum* B. B., un des aspects de la membrane vitelline sur le contour latéral de l'œuf avant l'apparition du chorion. — *mv*, cette membrane très épaisse, à zones externe et interne condensées, contenant en pleine épaisseur des vacuoles qui s'exagèrent facilement dans les traitements; — *f*, épaisseur de l'épithélium choriogène. — Même gross. [12].

FIG. **61**. *Id.*, un des aspects de la même enveloppe à la première apparition du chorion. — *c*, ébauche du chorion sous la forme d'un liséré pâle, se colorant

plus faiblement et autrement que la membrane vitelline, sans détails structuraux; — *f*, épithélium choriogène; — *mv*, membrane vitelline apparemment en continuité avec la substance ovoplasmique et comme moulée sur une série périphérique de vacuoles inégales: — *o*, ovoplasme; — *v*, sphérule vitelline. — Liq. picro-formo-acétique, même gross. [15].

FIG. **62**. *Cyrtophlebia elata* MEIG., état très avancé des enveloppes d'après la coupe d'un œuf prêt à abandonner l'ovariole. — *c*, chorion, d'épaisseur à peu près définitive, dont les piliers ne montrent bien que leur pied; — *f*, limite de l'épithélium indiquée par un pointillé; — *mv*, membrane vitelline, n'ayant pas atteint son état de condensation définitive; — *o*, ovoplasme; — *r*, vide de rétraction. — Même technique et même gross. [9, 11, 23].

FIG. **63**. *Id.*, fragment de chorion vu de face, d'après une coupe rasante correctement colorée, stade presque définitif; le fond gris correspond aux limitantes, les images anguleuses plus teintées sont dues aux piliers vus en raccourci. — Même technique et même gross. [20].

FIG. **64**. *Id.*, coupe perpendiculaire de la membrane vitelline jeune avant l'apparition du chorion. — *f*, esquisse de l'épithélium; — *mv*, membrane vitelline; — *o*, ovoplasme abondamment chargé de sphères vitellines de nature complexe. — Solution mercurique de PETRUNKEWITSCH, même gross. [12].

FIG **65**. *Id.*, portion de la même enveloppe vue de face au même stade, d'après une coupe rasante; la partie dessinée ou seulement esquissée comprend trois aréoles, *a*, *b*, *c*, qui correspondent à autant de cellules choriogènes, et dont l'individualisation est due en partie aux différences d'epaisseur, en partie à la distribution des vacuoles bulliformes. — Liq. picro-formo-acétique, même gross. [12].

FIG. **66**. *Compsilura concinnata* MEIG., membrane vitelline très jeune, telle qu'elle se présente au pôle postérieur de l'œuf sur les coupes axiales; elle tranche sur l'ovoplasme par sa densité et sa colorabilité, mais est d'ailleurs en complète continuité avec sa substance; vacuoles bulliformes en plusieurs couches. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [12, 15].

FIG. **67**. *Id.*, membrane vitelline à un stade encore jeune (au moment où s'organise le micropyle), d'après du matériel fixé au FLEMMING; le réactif paraît avoir produit une forte contraction qui aurait prématurément amené l'enveloppe à l'état de pellicule mince; il existe en dessous une couche de vacuoles plates et régularisées. — Même gross. [15].

FIG. **68**. *Id.*, membrane vitelline à un stade plus avancé, d'après du matériel fixé au liquide picro-formo-acétique. — *c*, chorion pelliculaire; — *f*, épithélium choriogène; — *mv*, membrane vitelline encore plus épaisse que le chorion, mais appelée à se condenser; — *r*, vide de rétraction. — Même gross. [23].

FIG. **69**. *Calliphora erythrocephala* MEIG., membrane vitelline jeune en coupe perpendiculaire. — *f*, esquisse de quatre cellules choriogènes; — *mv*, membrane

vitelline à pseudo-structure, ici très marquée, résultant d'une division en gros prismes perpendiculaires, isolée par rétraction de l'ovoplasme et de l'épithélium ; — *o*, ovoplasme avec sphères vitellines homogènes. — Zenker; même gross. [12].

Fig. **70-73**. *Développement du pédoncule fixateur chez « Carcelia ».*

FIG. **70**. *Carcelia Cheloniae* Rnd., portion postérieure de la chambre ovocytaire lors de la première différenciation des cellules formatrices, coupe axiale. — *cl*, clivage rétractionnel de la membrane vitelline; — *f*, cellules choriogènes formant une calotte dont la plus grande épaisseur correspond au futur pédoncule; — *mv*, membrane vitelline homogène. — Carnoy. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [42, 43, 44].

FIG. **71**. *Id.*, même région, stade où le pédoncule est à moitié formé. — *c*, couche choriale dont l'appendice est une dépendance; sa structure, bien marquée à gauche de la figure, devient indistincte sur l'appendice où l'on remarque seulement une zone superficielle plus claire et une partie profonde plus obscure (peut-être parce que l'extration du colorant y est moins complète); — *mv*, membrane vitelline; la calotte épithéliale est devenue une élevure en dôme où les cellules basales et latérales ont pris une nouvelle orientation; la rétraction due aux réactifs a fait apparaître des vides artificiels entre les cellules et autour de la formation choriale. — Même préparation et même gross. [42, 43, 44, 48].

FIG. **72**. *Id.*, région distale de l'appendice à peu près achevé et de l'élevure cellulaire, coupe suivant le plan de symétrie de l'appendice; les cellules latérales ont leur segment interne transformé en lanière et poussent de bas en haut. — *p*, bouton terminal du pédoncule; — *r*, vide de rétraction. — Même préparation, même gross. [42, 43].

FIG. **73**. *Id.*, coupe transversale de l'appendice et de l'élevure choriogène incomplètement dessinée; la tige de l'appendice est excentrique et les cellules choriogènes sont inégalement développées autour d'elle; le bouton terminal se forme du côté des cellules les plus longues. — Carnoy; même gross. [43]

Fig. **74-81**. *Cellules micropylaires.*

FIG. **74**. *Gonia atra* Meig., chambre ovocytaire au moment où le développement de la membrane vitelline va débuter et chambre nourricière correspondante, esquisse de la coupe axiale. — *fm*, cellules micropylaires formant un îlot épithélial. ici bien isolé, à la partie antérieure de la chambre nourricière; — *t*, cellules nourricières à limites indistinctes, à noyaux inégaux; — *vg*, noyau de l'ovocyte. — Liq. picroformo-acétique, gross. : 150. [58].

FIG. **75**. *Blepharidea vulgaris* Fall., coupe correspondante à un stade un peu plus avancé; le groupe des cellules micropylaires *fm* est descendu au milieu des nourricières. — Même technique et même gross. [58].

FIG. **76**. *Id.*, la coupe correspondante un peu plus tard; les cellules micropylaires *fm* se sont installées contre l'ovocyte; d'autres cellules épithéliales *e* demeurent encore çà et là dans la chambre nourricière; la membrane vitelline (indiquée par un trait fort) se développe à toutes et aux seules surfaces de contact entre l'ovocyte et les épithéliales, les cellules formant le revêtement latéral de l'ovocyte s'allongent vers les micropylaires. — Même gross. [58].

FIG. **77**. *Id.*, coupe médiane de la chambre ovocytaire au moment où va se former le micropyle, dessin inachevé. — *e*, noyaux de cellules épithéliales de la chambre nourricière (limites cellulaires indistinctes); — *f*, cellules épithéliales formant le revêtement latéral de l'ovocyte (cellules basses, ou s'allongeant vers les micropylaires pour compléter le revêtement antérieur (cellules obliquement allongées, à limites ordinairement visibles); — *fm*, cellules micropylaires; — *mv*, membrane vitelline jeune; — *rm*, sa région micropylaire fortement proéminente du côté de l'ovoplasme et tendant ici à se décomposer en lanières; exceptionnellement la résorption des cellules nourricières se montre complète — CARNOY; apochr 2, 1,30 × 4 (gross : 500) [59, 62, 81].

FIG. **78**. *Id*, aspect des cellules micropylaires et du conducteur micropylaire jeune immédiatement avant l'élaboration du chorion. — *cm*, conducteur. — *mv*, membrane vitelline plus condensée que dans le cas précédent; le renflement de la région micropylaire n'est pas déchiqueté en lanières. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [62].

FIG. **79**. *Compsilura concinnata* MEIG., cellules micropylaires à leur arrivée contre l'œuf (noyau en avant par rapport au sens du déplacement, impressionnabilité spéciale aux réactifs). — Même fixation et même gross. [59, 60].

FIG. **80**. *Id.*, région antérieure de la chambre ovocytaire à l'époque où s'organise le micropyle, coupe médiane incomplète et incomplètement dessinée. — *f*, noyaux des cellules choriogènes communes; — *fm*, cellules micropylaires (noyau remonté, cytoplasme fibrillaire); — *mv*, membrane vitelline : au-dessous court une ligne fine réunie à la ligne forte par des piliers, qui est peut-être une apparence due à la régularisation de vacuoles périphériques; on pourrait aussi l'interpréter comme la part propre de l'œuf dans la formation mixte, ici dédoublée, que représente la membrane vitelline; il n'y a pas d'épaississement micropylaire caractérisé; il existe une perforation médiane (entomicropylaire) et deux plis minces, symétriques par rapport à cette perforation, de formation plus récente; — *nt*, contour d'un noyau de cellule nourricière en voie de résorption. — FLEMMING; gross. : 750 [60, 61, 63, 64].

FIG. **81** *Id.*, mêmes parties et à peu près même stade d'après du matériel fixé à la liqueur picro-formo-acétique, dessin inachevé à gauche. — *e*, un noyau épithélial de la chambre à nourricières; — *el*, épaississement local de la membrane vitelline; — *esm*, épaississement sous-micropylaire; la membrane vitelline proprement dite, marquée du côté des cellules par un trait fort, porte une interruption médiane

(perforation entomicropylaire) qui ne semble pas se continuer dans l'épaississement; — *fm*, cellules micropylaires; *i*, interruption temporaire de la membrane vitelline au niveau d'un « corps intermédiaire », conservé dans sa forme très correcte durant toute la période d'accroissement (un autre se voit fortuitement dans la position à peu près symétrique, à droite des cellules micropylaires); — *n*, noyau de nourricière en voie de résorption; — *o*, ovoplasme; — *t*, corps de cellule nourricière. — Même gross. [58, 59, 60, 61, 63, 72]

PLANCHE V.

FIG. **82-97**. *Structure et développement de l'appareil micropylaire chez les Muscides.*

FIG. **82**. *Compsilura concinnata* MEIG., partie antérieure de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle au moment où se constitue le micropyle, coupe médiane; ovocyte tronqué-excavé en avant, le fond de l'excavation correspondant à l'appareil micropylaire; une seule enveloppe : la membrane vitelline *mv*, très irrégulière, fortement épaissie et retenant très inégalement l'hématoxyline dans la région micropylaire; parmi les cellules épithéliales, dont les limites sont le plus souvent indistinctes, trois micropylaires dont les grands noyaux sont en rangée transversale et dont les cytoplasmes forment un ensemble vaguement et irrégulièrement fibrillaire, qui aboutit à la dépression médiane de la membrane vitelline et s'y termine par une zone de substance plus homogène, le conducteur micropylaire; deux nourricières presque totalement résorbées, *t*. — Liq. picro-formo-acétique; apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [61, 63, 66, 68].

FIG. **83**. *Id.*, mêmes parties dans une autre chambre sensiblement au même stade; l'épaississement antérieur de la membrane vitelline, toujours très considérable par rapport aux régions latérales, est plus uniforme; le conducteur micropylaire est élevé en cône et limité par des aspérités visiblement détachées de traînées vagues situées au-dessus, qui sont orientées vers les noyaux des cellules micropylaires. — Même préparation; même gross. [61, 63, 66].

FIG. **84** *Id.*, mêmes parties à un stade un peu plus avancé. — *c*, chorion, sous forme de pellicule irrégulière très colorable, percé d'un large orifice (pertuis ectomicropylaire) livrant passage au conducteur, encore indistinct au-dessus des parties minces de la membrane vitelline; — *cm*, conducteur micropylaire étiré à sa base en forme de tige, par suite de la rétraction qui a éloigné les enveloppes de l'épithélium, s'épanouissant en haut en une sorte de gerbe (détail exagéré dans la gravure), qui correspond à une transformation relativement peu avancée des corps cytoplasmiques des micropylaires; — *mv*, membrane vitelline; — *p*, perforation à contours un peu vagues paraissant exister dans la membrane vitelline (?); — *r*, vide de rétraction. — Même fixation, même gross. [63, 66, 67, 68].

FIG. **85**. *Micropalpus pudicus* RND., région antérieure de la chambre à ovocyte et de la chambre à nourricières lorsque l'appareil micropylaire commence à se constituer, coupe médiane ; la rétraction, au lieu de séparer la membrane vitelline *mv* des parties adjacentes, y a produit un clivage avec étirement de traînées visqueuses, laissant reconnaître l'épaississement très prédominant de toute la région antérieure et, au milieu, une partie non clivée indiquant un état spécial à la place du prochain micropyle; trois cellules micropylaires visibles; cellules nourricières très incomplètement résorbées. — Même préparation et même gross. [63, 66, 67].

FIG. **86**. *Id.*, coupe correspondante, stade plus avancé. — *c*, chorion, très distinct au côté droit de la figure, où il est isolé par rétraction, indistinct dans toute la région antérieure et à gauche; — *mv*, membrane vitelline, épaissie et très colorable sur le devant de l'ovocyte; il paraît exister au point de plus grande épaisseur un orifice caverneux, à parois irrégulières, occupé par une substance homogène (perforation entomicropylaire envahie par le pied du conducteur); au-dessus, les traînées ordinaires orientées vers les noyaux des cellules micropylaires, qui constituent la forme actuelle du conducteur externe; — *r*, vide de rétraction. – Même fixation, même gross. [63, 64, 66].

FIG. **87**. *Fausta radicum* B. B., coupe correspondante, stade de la première apparition du chorion sur le devant de l'œuf. — *c*, chorion, assez épais et structuré, à gauche de la figure, peu distinct à droite, pelliculaire sur le devant de l'œuf où il est représenté par une forte ligne noire émettant çà et là des saillies en pointes et offrant au milieu une large ouverture (la perforation ectomicropylaire) par où descend le conducteur; celui-ci sous forme d'un amas conique vaguement fibrillaire et zoné, qui vient appuyer son sommet sur la membrane vitelline; la forme conique probablement due à un étirement survenu dans une rétraction locale de l'ovoplasme; trois noyaux de cellules micropylaires au-dessus du conducteur ; — *mv*, membrane vitelline, pelliculaire sur le contour latéral, épaisse en avant, en continuité avec la substance ovoplasmique par des travées perpendiculaires, subitement déprimée au milieu où un vide de rétraction la sépare du chorion. – Même fixation, même gross. [63, 64, 66, 67, 69].

FIG. **88**. *Id.*, coupe correspondante, même stade ou stade un peu plus jeune (une cellule nourricière encore très incomplètement résorbée); la rétraction médiane, ici plus accusée, a fait naître entre les deux enveloppes un vide considérable; la traction exercée par là a produit sur le conducteur un étirement qui l'a réduit à l'état de fil, et sur la membrane vitelline à laquelle il adhère un relèvement en cône; le chorion, plus épais que dans le cas de la figure précédente mais moins colorable, sauf sur les bords de l'orifice, est resté en place ; la partie extrachoriale du conducteur passe insensiblement à la masse cytoplasmique indivise, fibrillaire des cellules micropylaires (trois noyaux visibles). – Même préparation; même gross. [64, 66, 67, 69].

FIG. **89**. *Id.*, coupe correspondante, stade beaucoup plus avancé (ne sont complètement dessinés que les enveloppes et le conducteur) ; membrane vitelline

anhiste, intimement accolée au chorion structuré dans les parties minces, nettement séparée dans la région micropylaire où elle est épaisse, déprimée et inégalement décolorée (hématoxyline ferrique); la décoloration locale qui se remarque sous le conducteur comporte peut-être la même interprétation que celle de la FIG. **86**; le chorion, très nettement structuré au-delà de la région micropylaire, est seulement très épais et inégal autour de l'orifice; le conducteur a la forme d'un amas surbaissé, débordant, appliqué sur l'ectomicropyle; une apparence vague et fuyante ferait penser à un tunnel interne. — Même fixation; même gross. [63, 67, 69].

FIG. **90**. *Id.*, coupe correspondante stade légèrement moins avancé; le chorion est moins épais et moins accidenté autour de l'orifice ectomicropylaire; la membrane vitelline n'est pas déprimée. — Même fixation; même gross. [64, 67, 69].

FIG. **91**. *Carcelia Cheloniae* ROND., partie antérieure de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle au moment où le chorion va se former sur le devant de l'œuf, coupe médiane; la membrane vitelline est homogène et graduellement épaissie jusqu'au pôle, où elle envoie dans l'ovoplasme un appendice globuleux (appendice entomicropylaire); les cellules micropylaires ne se distinguent des choriogènes ordinaires que par leur situation; la chambre nourricière n'est représentée en haut de la figure que par quelques restes dégénérescents. — CARNOY; même gross. [62, 65, 67].

FIG. **92**. *Id.*, partie antérieure d'une coupe médiane de l'œuf et de la membrane vitelline à un stade très avancé, renseignant sur le sort probable de l'appendice. — *mi*, région micropylaire de la membrane vitelline *mv*; l'appendice, réduit et modifié dans sa forme, semble plonger dans une masse claire qui pourrait être due à des produits de digestion incomplètement assimilés par l'ovoplasme (?); — *o*, corps de l'œuf, dont la zone périphérique chargée de granules dessine le contour de la masse claire — CARNOY; même gross. [62, 65].

FIG. **93**. *Id.*, coupe médiane à travers les enveloppes seules, à un stade où le chorion est formé, mais où ses dépendances micropylaires sont incomplètes. — *c*, chorion structuré, à limitante externe épaisse, offrant des inégalités superficielles qui s'accentuent vers le pôle; deux de ces inégalités, α, β, sont la coupe d'une crête annulaire destinée à se compléter, s'élèvent autour d'une excavation γ; — *mi*, appendice entomicropylaire avec, au milieu, une masse plus difficile à décolorer et, en haut, une large excavation en entonnoir, celle-ci paraît en continuité, grâce à une substance finement granuleuse qui la remplit et la déborde, avec le plancher de γ. — *mv*, membrane vitelline s'épaississant graduellement à mesure qu'on avance vers l'appendice. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [62, 64, 70].

FIG. **94**. *Id.*, coupe médiane de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle d'où est tirée la figure précédente. — CARNOY; apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [62, 64, 65, 67, 70].

FIG. **95**. *Id.*, coupe correspondante, stade plus avancé, dessin inachevé. — *c*, chorion, à limitante externe notablement épaissie; — *me*, sa région micropylaire,

dont l'excavation médiane est large et profonde; — *mi*, appendice entomicropylaire rejeté très loin par suite d'une forte rétraction de l'ovoplasme *o*; — *mv*, membrane vitelline; — *r*, vide de rétraction. — Même fixation; même gross. [9, 62, 70].

FIG. **96**. *Id.*, coupe médiane de l'ectomicropyle dans un œuf prêt à abandonner l'ovariole. — *c*, chorion devenant brusquement homogène au voisinage de l'appareil; — α, β, élevure choriale en forme de tubercule creux, percée en haut de plusieurs pertuis aboutissant à la cavité γ (comparer avec FIG. **93**); celle-ci paraît isolée de l'entomicropyle par un plancher mince imperforé et une couche granuleuse qui se clive rarement dans les rétractions modérées. — Apochr. 2, 1,30 × 8 (gross. : 1000) [52, 67, 71].

FIG. **97**. *Id.*, profil du tubercule ectomicropylaire dans l'œuf extrait de l'utérus incubateur. — Gross. : 500 [67, 71].

FIG. **98-99**. *Développement du micropyle chez* « *Apis* ».

FIG. **98**. *Apis ligustica* SPIN., partie antérieure de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle avant la formation du chorion, coupe médiane. — *ct*, chambre nourricière formant un ensemble lâche, vacuoleux, d'aspect pathologique, où se distinguent des noyaux épithéliaux bien conservés et des restes dégénérescents de cellules nourricières; — *f*, cellules choriogènes formant un revêtement continu au niveau de l'ébauche micropylaire; — *mv*, membrane vitelline, considérablement épaissie sur le devant de l'œuf et interrompue par un large orifice entomicropylaire; — *o*, ovoplasme en rapport, par des travées d'union, avec la membrane vitelline et avec la traînée descendante qui correspond à l'entomicropyle. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [76, 77].

FIG. **99**. *Id.*, coupe correspondante, stade légèrement plus avancé. — *ct*, *f*, *mv*, même signification; — *fm*, groupe de cellules épithéliales plus étroites que les ordinaires, constituant au-dessus de l'orifice entomicropylaire un faisceau conique à base externe, qui fonctionne comme les cellules micropylaires des Muscides, mais dont l'origine est à déterminer; les bords de l'orifice entomicropylaire sont irréguliers; il existe dans l'ovoplasme de nombreux et riches noyaux de BLOCHMANN. — Même fixation; même gross. [76, 77, 78, 199].

PLANCHE VI.

FIG. **100-101**. *Enveloppes et leurs dépendances chez* « *Apis* ».

FIG. **100**. *Apis ligustica* SPIN., coupe longitudinale d'un œuf complètement développé et de son revêtement épithélial repoussé en dehors par un extra-ovat accidentel; la substance sortie de l'œuf s'est insinuée en couche uniforme, non entre

les deux enveloppes, pourtant non adhérentes et très séparées par places, mais entre le chorion et l'épithélium choriogène, en prenant un état alvéolaire qui rappelle un peu celui de l'œuf. — *d*, lieu de rupture de la double enveloppe; — *ca*, épithélium correspondant à la région adhésive du chorion, située un peu latéralement par rapport au pôle postérieur; les cellules y sont beaucoup plus hautes et beaucoup moins épuisées que sur le contour latéral; — *ech*, épithélium correspondant à la région micropylaire, à cellules actuellement moins hautes que celles de *ca*, mais plus hautes que les choriogènes communes, qui sont très aplaties et dont les noyaux punctiformes se voient çà et là sur le contour externe de la figure; — *em*, ectomicropyle, indistinct à ce grossissement. — Liq. picro-formo-acétique; faible gross. [46, 77, 199].

FIG. **101**. *Id.*, ectomicropyle et région sous-jacente plus grossis. — *c*, chorion, d'apparence homogène; — *em*, entomicropyle formé par un ensemble de canaux obliques bien distincts en dehors, devenant indistincts en dedans; ils paraissent converger vers un petit espace que des traînées de substance étirée réunissent encore à l'entomicropyle; celui-ci ne se distingue sur la membrane vitelline *mv* que par des irrégularités d'épaisseur sans doute accidentelles. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [77, 78].

FIG. **102-104**. *Dégâts parasitaires indirects n'intéressant pas l'appareil reproducteur.*

FIG. **102**. *Leptynia hispanica* BOL., adulte parasité longtemps avant la dernière mue par des larves de *Thrixion*, cellule adipeuse trinucléée demeurée à l'état larvaire. — n_1, n_2, n_3, les trois noyaux, à deux stades caryocinétiques différents; — *va*, vacuoles graisseuses. — Sublimé acide; gross. : 500 [119].

FIG. **103**. *Id.*, adulte normal, coupe d'un lobe adipeux comprenant une cellule trinucléée à gauche, une cellule uninucléée à droite; il existe dans le cytoplasme de nombreuses vacuoles graisseuses parfois développées contre le noyau et déterminant dans son contour une véritable crénelure. — Même fixation; gross. : 230 [118, 119].

FIG. **104**. *Id.*, adulte très épuisé par le parasitisme (larves de *Thrixion*), coupe d'un lobe adipeux entièrement dépourvu de vacuoles graisseuses. — Même fixation; même gross. [118, 119].

FIG. **105-112**. *Phénomènes histopathologiques de la castration parasitaire indirecte chez « Bombus terrestris »* L. *reine, sphérularisé; fixation au* FLEMMING; *dessins ramenés au gross. 500.*

FIG. **105**. Partie d'une cellule nourricière malade. — *cy*, cytoplasme parsemé de corpuscules colorables et de petites masses à structure hétérogène; — *l*, saillie pédiculisée de cytoplasme, dont la production constitue un stade normal de la

lobulisation du noyau, mais qui pourrait donner lieu pathologiquement à une amputation, lorsque la dépression du corps cytoplasmique survient à l'époque où elle se forme ; — *n*, noyau encore simple, d'aspect normal [170, 174].

FIG. **106.** Région postérieure d'une coupe longitudinale à anomalies multiples comprenant, en plus d'un amoncellement de cellules épithéliales, l'ovocyte et cinq cellules nourricières totalement ou partiellement représentées. — *ech*, épithélium choriogène irrégulièrement stratifié et ramassé en arrière de l'ovocyte, à nombreuses cellules gonflées et diversement altérées; — *nc*, noyaux de cellules épithéliales perdus dans le cytoplasme d'une cellule nourricière où ils dégénèrent; — *o*, ovocyte dont le noyau est visible sous la forme d'une grande vésicule à réseau chromatique pauvre; il est engagé par la plus grande partie de sa masse au milieu des nourricières, alors que les ovocytes normaux de même âge en sont complètement isolés; il contient un très grand nombre de noyaux de BLOCHMANN, dont la multiplicité indique un ovocyte vieillot et rapetissé, ou un ovocyte envahi prématurément par suite de son état de dépression; — *po*, pli de la basale, laquelle paraît très forte parce que rétractée; — t_1-t_5, cellules nourricières [167, 169, 178].

FIG. **107.** Une nourricière dont le noyau *n* contient, sous la forme d'inclusions, des lobes cytoplasmiques amputés. — *cy*, cytoplasme n'émettant actuellement aucune proéminence dans le noyau; — l_1, lobe émis précocement mais amputé et devenu globuleux, à structure déjà modifiée, contenant une vacuole de dégénérescence; — l_2, corpuscule de même signification, avec une sphérule centrale plus colorable [170].

FIG. **108.** Fragment de cellule nourricière dont le noyau *n*, après avoir atteint la forme dite lobée, a récupéré sa forme simple par amputation de trois lobes cytoplasmiques. — *cy*, cytoplasme offrant en haut de la figure des irrégularités structurales qui indiquent un état de dépression ; — l_1-l_3, lobes cytoplasmiques amputés et devenus globuleux; leur structure est assez modifiée pour montrer qu'il s'agit de parties indépendantes ; elle l'est trop peu pour qu'on puisse méconnaître leur origine; leur état de dégénérescence et de résorption s'indique, dans le cas de l_1, par l'apparition d'une grande vacuole à contenu partiellement coagulable en traînées qui rappelleraient aisément un réseau chromatique décoloré [170, 171].

FIG. **109.** Une des manières de faire de l'épithélium choriogène lors de la désagrégation de l'ovocyte, d'après une coupe longitudinale. — *ech*, épithélium choriogène; plusieurs cellules ont perdu tout rapport avec la membrane basale et pris une forme polyédrique ; elles se montrent hypertrophiées, uni- ou binucléées et finissent par éclater en expulsant leur noyau; — *nc*, un de ces noyaux libres, très gonflé; — *od*, ovoplasme en désagrégation [179].

FIG. **110.** Un des modes de dégénérescence des chambres nourricières d'après une coupe longitudinale. — *mb*, membrane basale de l'épithélium ; — n_1, n_2, n_3, restes de noyaux de nourricières désagrégés en granules chromatiques dont l'ensemble rappelle plus ou moins nettement la forme originelle; ils plongent dans une masse peu colorable dérivée du cytoplasme, toute parsemée de granules détachés de l'amas

nucléaire; — *ne*, noyaux de l'épithélium devenus libres entre les nourricières ou parmi leurs débris, quelques-uns bien conservés, d'autres condensés en masses hyperchromatiques [176, 179, 180].

FIG. **111**. Fragment d'une coupe de chambre ovocytaire en état de désagrégation et de résorption avancées. — *mv*, morceaux de la membrane vitelline brisée et pétrie avec la substance ovoplasmique sous l'action de la musculature de l'ovariole; leur présence indique l'âge de l'ovocyte au moment où il a succombé; — *ne*, noyaux épithéliaux introduits de même mécaniquement dans la masse de l'ovoplasme où ils se transforment en blocs hyperchromatiques; — *od*, ovoplasme en désagrégation [168, 179, 180].

FIG. **112**. Fragment d'une coupe où la désagrégation de l'ovocyte et la transformation des noyaux épithéliaux sont moins avancées. — *mb*, membrane basale; — *ne*, noyaux épithéliaux devenus libres, quelques-uns gonflés, mais d'aspect à peu près normal, quelques-uns en voie de fragmentation, d'autres déjà transformés en masses hyperchromatiques; — *od*, substance ovoplasmique morcelée en gros fragments qui paraissent se résorber par la périphérie sans subir de modifications bien sensibles de structure ou de colorabilité [168, 179, 180].

PLANCHE VII.

FIG. **113**. *Forficula auricularia* L. hébergeant une grosse larve III de *Ceromasia rufipes*, partie d'une chambre ovocytaire très déformée, où l'ovocyte est en voie de dégénérescence, l'épithélium choriogène demeurant en pleine prospérité (une cinèse). — Liq. picro-formo-acétique; apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [204].

FIG. **114-123**. *Phénomènes histopathologiques dans les ovaires de Muscides en état de castration indirecte non parasitaire.*

FIG. **114**. *Blepharidea vulgaris* FALL., mouche capturée l'utérus incubateur déjà bourré d'œufs en développement, coupe médiane d'une chambre ovocytaire avec les nourricières correspondantes, devenue malade au moment où s'élaborait la membrane vitelline; réticulum ovoplasmique à larges mailles; épithélium vacuolisé dans sa zone interne infranucléaire; nourricières normales. — Liq. picro-formo-acétique; dessin ramené au gross. 230 [189].

FIG. **115**. *Id.*, mouche capturée dans les mêmes conditions, coupe correspondante où l'ovocyte et les nourricières sont en état de complet délabrement. — *f*, épithélium choriogène; — *fm*, groupe de cellules micropylaires déjà parvenu au voisinage de l'ovocyte quand les désordres se sont déclarés; il est remarquable qu'il est bien conservé, quoique isolé au milieu de débris, moins prospère toutefois que l'épithélium choriogène; — *rmv*, reste de membrane vitelline; — *ro*, restes de l'ovocyte, formés d'un fond où la structure rappelle celle de la figure précédente, morcelés et par-

tiellement transformés en blocs denses hyperchromatiques; — *rt*, restes de nourricières imprégnés de substance chromatique (dérivée du noyau) qu'ils expulsent sous la forme de boules en se resserrant. — Même fixation, même gross. [190].

FIG. **116**. *Id.*, mouche ayant passé sa dernière période larvaire dans une chenille captive, fixée dès l'éclosion, coupe correspondante; les dégâts commencent par l'épithélium, tout le reste étant encore normal. — *e*, épithélium discontinu de la chambre à nourricières; — *f*, épithélium choriogène, partie saine; — *fm*, une cellule micropylaire remarquablement grande; — *o*, ovocyte à structure fine; — *rf*, épithélium choriogène, partie nécrosée, formant une plage dégénérative hyperchromatique; — *t*, nourricières; — *vg*, vésicule germinative. — Même fixation, même gross. [192].

FIG. **117**. *Id.*, même préparation que FIG. **115**, partie d'une chambre où les phénomènes se compliquent par la manière de faire de l'épithélium; dans celui-ci, *f*, les limites cellulaires et la disposition en couche simple ont généralement disparu, le syncytium résultant offrant de nombreux noyaux clairs et, çà et là, des boules intracytoplasmiques auréolées d'un vide de rétraction, dont l'aspect et la colorabilité sont ceux des boules chromatiques émises par les restes des nourricières *rt* (phagocytose); ces restes offrent les mêmes caractères que dans le cas de la FIG. **115**; à mesure qu'ils s'usent par la périphérie, le syncytium épithélial se resserre et s'épaissit. — Même fixation; gross. : 500 [190, 193].

FIG. **118**. *Cyrtophlebia elata* MEIG., mouche ayant passé sa dernière période larvaire dans une chenille captive, traitée à l'éclosion, coupe d'une chambre où l'ovocyte est en état de résorption très avancée. — *mv*, membrane vitelline; son épaisseur considérable et son aspect crénelé témoignent du rétrécissement général de l'enveloppe épithéliale, pendant la résorption de son contenu. — *ro*, résidu ovocytaire s'usant par la périphérie en se transformant en un liquide granuleux, où nagent des granules denses très colorables; l'épithélium est bien conservé; à relever sa forme haute résultant, non d'une croissance, mais d'une rétraction en largeur qui le ramène à un stade bien antérieur à celui qui correspond à la mort de l'ovocyte; quelques restes dégénératifs et une vaste lacune claire, à la partie supérieure de la figure, se rattachant à la résorption particulière des nourricières. — Même fixation; dessin ramené au gross. 230 [192, 193].

FIG. **119**. *Id.*, mouche traitée dans les mêmes conditions, coupe montrant la dégénérescence simultanée des cellules de la lignée sexuelle et des épithéliales; ces dernières forment une enveloppe générale où, sur un fond correspondant à un cytoplasme syncytial, se détachent les noyaux sous la forme de grosses vésicules claires, incluant une ou plusieurs sphérules très colorables, qui paraissent correspondre quelquefois au nucléole, quelquefois au réseau chromatique condensé; l'ovocyte et les nourricières sont représentés par des blocs disloqués, chamarrés de parties colorables et de parties pâles, se résorbant graduellement. — Même fixation; gross. : 500.

FIG. **120**. *Id.*, mouche traitée dans les mêmes conditions, une des très grandes cellules spéciales qui se détachent du calicule et remontent dans l'ovariole parmi les chambres en dégénérescence. — *n*, noyau ; — *rph*, restes de petites cellules épithéliales entraînées par la grande et prenant l'aspect de cellules phagocytées. — Sublimé acide (PETRUNKEWITSCH) ; dessin ramené au gross. 500 [194].

FIG. **121**. *Ptychomyia selecta* MEIG., mouche traitée dans des conditions analogues, coupe d'une chambre en dégénérescence où l'épithélium choriogène forme une enveloppe générale, commune aux restes de l'ovocyte, des nourricières et des micropylaires. — *fm*, îlot de cellules micropylaires à noyau condensé, mais bien reconnaissable ; — *ro*, résidu ovoplasmique ; — *rt*, résidu de cellules nourricières ; l'épithélium conserve en arrière (bas de la figure) son aspect commun ; sur les côtés il prend celui d'un épithélium stratifié, sans limites cellulaires visibles, avec nombre de noyaux altérés et des boules chromophiles qui peuvent s'interpréter, dans beaucoup de cas, comme des parties phagocytées ; en avant, les noyaux identifiables sont plus rares ; on y voit des blocs volumineux hyperchromatiques, probablement restes des nourricières enrobés passivement par l'épithélium, dans le mouvement général de resserrement qui lui vient de la musculature de l'enveloppe péritonéale. — Liq. picro-formo-acétique ; dessin ramené au gross. 260 [193].

FIG. **122**. *Fausta radicum* B.B., mouche morte probablement intoxiquée (rétention forcée de la ponte), coupe d'un amas dégénératif représentant un reste de chambre ovocytaire ; nombreux noyaux épithéliaux, dont quelques-uns encore en place dans un reste de cytoplasme syncytial, d'autres flottants ; blocs arrondis et sphérules hyperchromatiques dérivant de l'ovocyte ou des nourricières. — Même fixation ; gross. : 500 [194].

FIG. **123**. *Id.*, même préparation, coupe dans la plus ancienne chambre d'un ovariole. — *cy*, cytoplasme de cellule nourricière, avec fines vacuoles et plaques plus colorables, indices de l'état pathologique ; — *f*, épithélium relativement sain, mais formant en arrière de l'ovocyte un amas conjonctivoïde à limites intercellulaires indistinctes ; — *nt*, noyau de cellule nourricière très rétracté ; — *o*, ovocyte irrégulièrement enfoncé entre les nourricières, montrant, disséminées un peu partout et plus abondantes autour de la vésicule germinative *vg*, de nombreuses sphérules vitellines, qui n'apparaissent d'ordinaire que dans des ovocytes beaucoup plus développés ; cette circonstance ainsi que la situation anomale font penser à un ovocyte se rapetissant sans modifier beaucoup sa structure. — Même gross. [193].

FIG. **124**. *Apis ligustica* SPIN., cas de dégénérescence ovarienne accidentelle, tronçon de la coupe médiane d'une chambre où l'ovocyte se rapetisse par résorption sans modifier beaucoup sa structure ; le rapetissement est manifesté : 1° par le nombre très grand de sphérules vitellines sur l'unité de surface ; 2° par l'état ratatiné de la membrane vitelline *mv* ; ce rapetissement permet d'interpréter l'aspect étrange de l'épithélium choriogène *f*, redevenu haut (il est bas au moment où se

forme la membrane vitelline), et émettant des prolongements qui s'engrènent avec les dentelures de la membrane vitelline. — Même fixation; gross : 260 [201].

FIG. **125-128.** *Phénomènes histopathologiques dans les ovaires de « Bombus terrestris L. » en état de castration nutriciale ou accidentelle.*

FIG. **125.** Ouvrière pondeuse, castration nutriciale, coupe transversale d'une chambre où la dégénérescence de l'ovocyte se fait avec intervention de phagocytose de la part des choriogènes; le deutoplasme tend à se coaguler vers le centre en une masse compacte, et les parties périphériques sont encombrées de sphérules hyperchromatiques de toute grandeur, dont beaucoup se montrent disposées en séries radiales correspondant à la direction des cellules épithéliales, ou même se distinguant à leur intérieur; les cellules épithéliales sont très hautes, et s'épuisent insensiblement dans l'ovoplasme sans qu'on puisse y distinguer une membrane apicale; — *f*, épithélium choriogène; — *od*, ovocyte; — *pl*, invagination épithéliale déterminée par le rapetissement du résidu ovocytaire. — Liq. picro-formo-acétique; dessin ramené au gross. 260 [198, 201, 202, 213].

FIG. **126.** Probablement reine normale, castration accidentelle, coupe longitudinale d'une chambre où la résorption de l'ovocyte est accompagnée de phagocytose. — *mb*, membrane basale de l'épithélium choriogène; — *mv*, lambeaux de membrane vitelline brassés avec la substance ovoplasmique par la musculature externe (l'un des trois sortait en réalité du champ); — *od*, résidu ovoplasmique; — *ra*, région apicale des cellules choriogènes; ces cellules, qui étaient isodiamétrales au moment où l'ovocyte a été frappé (formation de la membrane vitelline), sont devenues cylindriques et phagocytent activement les matériaux dérivés de l'ovoplasme; les matériaux absorbés tendent à se réunir dans de vastes vésicules, dans lesquelles les plus denses apparaissent comme des boules ou des ellipsoïdes de même chromaticité que les corpuscules vitellins; les noyaux, assez riches en chromatine, sont souvent déformés par les vésicules; les membranes latérales sont très distinctes, les apicales très délicates. — FLEMMING; gross. : 500 [198, 201].

FIG. **127.** Ouvrière pondeuse, castration nutriciale, même ovaire que FIG. **125**, coupe transversale d'une chambre où l'ovocyte *od* est devenu malade tardivement, lorsque la membrane vitelline allait se former; il se résorbe progressivement sans intervention phagocytaire de l'épithélium; le rapetissement détermine la production d'invaginations épithéliales pl_1, pl_2. — Dessin ramené au gross. 260 [201, 202, 213].

FIG. **128.** Ouvrière pondeuse, castration nutriciale, coupe transversale d'une chambre où la résorption de l'ovocyte s'achève sur place sans phagocytose; les restes de la membrane vitelline, rompue et très tourmentée (grosses lignes serpentiformes), l'état simplement granuleux de l'ovoplasme résiduel où plongent ces restes indiquent que les phénomènes ont débuté un peu plus tard que pour l'œuf de la FIG. **127**; au lieu de déterminer des plis internes, la réduction de volume a occasionné un allongement radial et une contraction latérale des épithéliales, qui donnent à l'en-

semble l'aspect d'un épithélium intestinal plus ou moins festonné. — Liq. picro-formo-acétique ; même gross. [198, 201].

FIG. **129.** *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., mouche morte probablement intoxiquée (rétention de la ponte), coupe transversale d'une chambre où l'ovocyte a succombé après la formation de la membrane vitelline *mv* et se résorbe, la réduction de volume amenant dans cette enveloppe la production de plis *pl*, auxquels l'épithélium choriogène *f* ne prend pas part ; le contenu n'est pas dessiné, seuls de volumineux cristaux, qui témoignent des transformations simplificatrices des produits dérivés de l'ovoplasme, sont représentés. — Dessin ramené au gross. 500 [213].

FIG. **130-131.** *Phénomènes histopathologiques dans les ovaires de « Forficula auricularia » L. en état de castration indirecte accidentelle.*

FIG. **130** Coupe d'une chambre où l'ovocyte et la nourricière sont à peu près totalement résorbés ; l'épithélium est transformé en un massif cellulaire conjonctivoïde de texture assez lâche, dans lequel une lacune centrale et quelques blocs d'une matière dense, très colorable, rappellent les derniers stades de la résorption de l'ovocyte et de la nourricière ; le tout est enfermé dans la membrane basale de l'épithélium, anhiste et très colorable dont les nombreuses invaginations témoignent de la constriction extérieure qui agissait durant la résorption, et a contribué pour une grande part à la mise en monceau des cellules épithéliales. — Alcool formo-acétique (MOREL-DALOUS) ; dessin ramené au gross. 250 [203].

FIG **131.** Même ovaire, coupe d'une chambre frappée au même stade, où la résorption des cellules de la lignée sexuelle est beaucoup moins avancée. — *f*, épithélium déjà disposé en une formation massive, sorte de tissu vacuoleux développé surtout en arrière et dans l'espace anguleux compris entre l'ovocyte et la cellule nourricière ; — *od*, résidu de l'ovocyte, masse coagulée où de grosses bulles ont été laissées par la disparition d'enclaves probablement graisseuses ; — *rt*, résidu de la nourricière, ensemble de blocs arrondis, homogènes, très colorables, se détachant sur un fond vacuoleux moins colorable. — Même gross. [203].

TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES.

Première section : Enveloppes de l'œuf et formations qui en dépendent.

CHAPITRE I

Données générales sur les enveloppes de l'œuf.

CHAPITRE II.

Les formations adhésives du chorion dans les œufs destinés à être collés sur un support.

CHAPITRE III.

Appareil micropylaire chez les Muscides a larves entomobies.

CHAPITRE IV.

Dispositifs respiratoires dans le chorion.

Deuxième section : Dégâts parasitaires indirects.

CHAPITRE I.

Dégâts indirects n'intéressant pas l'appareil reproducteur.

CHAPITRE II.

Dégâts indirects atteignant la fonction reproductrice, castration parasitaire indirecte.

CHAPITRE III.

La castration parasitaire est-elle un phenomène « sui generis » ? Altérations non parasitaires de la gonade femelle chez divers insectes.

NOTE ADDITIONNELLE.

APPENDICE.

Planche I.

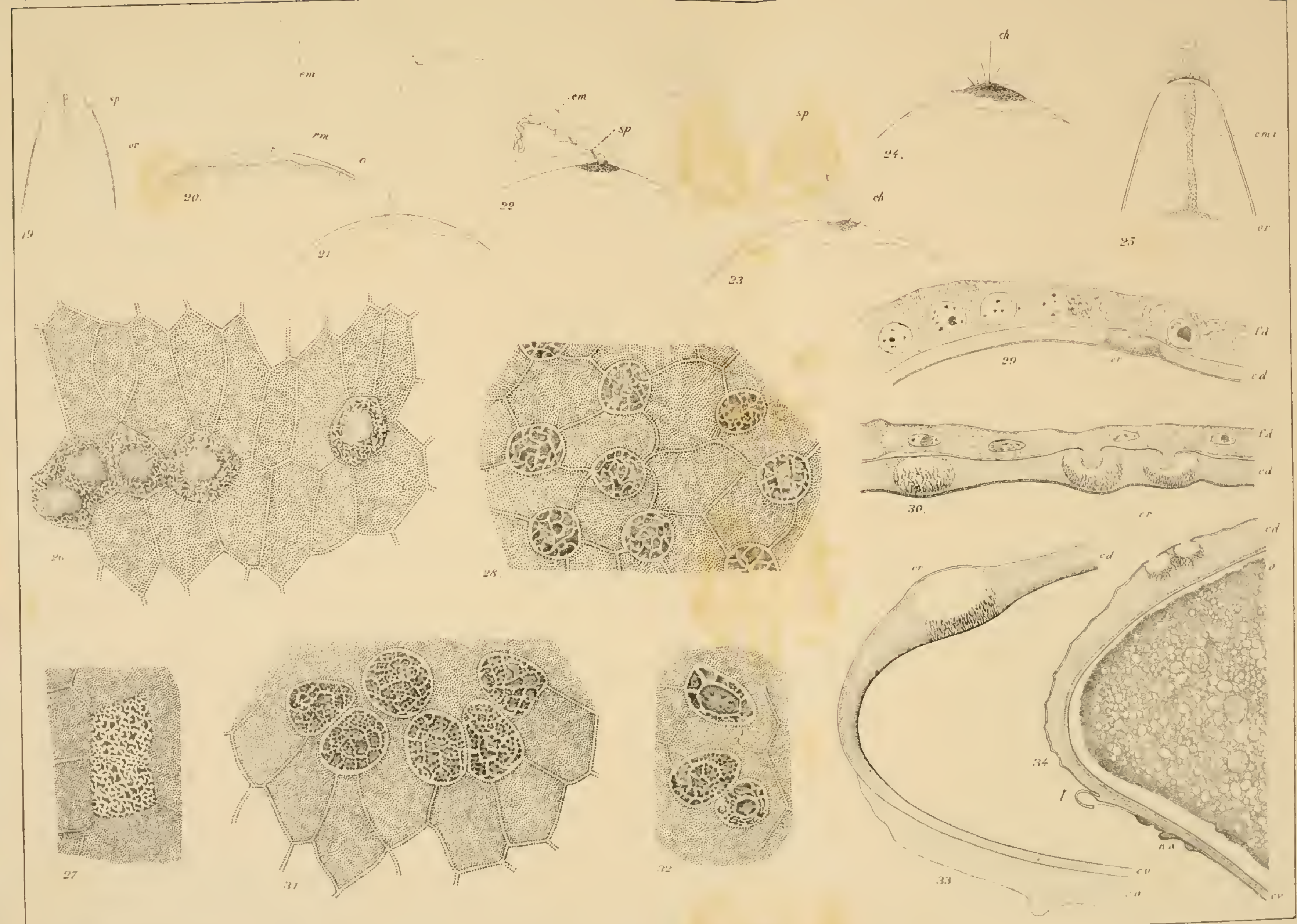

sp
or
em
rm
o
20.
em
sp
22
21
ch
sp
24.
ch
23
cm i
or
25
fd
29
cr
cd
fd
cd
30.
cr
cd
cd
cr
o
28.
34
na
cv
33
cv
ca
27
31
32

Planche III.

35 36 37 38 39 40

41 42 43 44 45

46 47 48 49 50

51 52 53

Planche IV

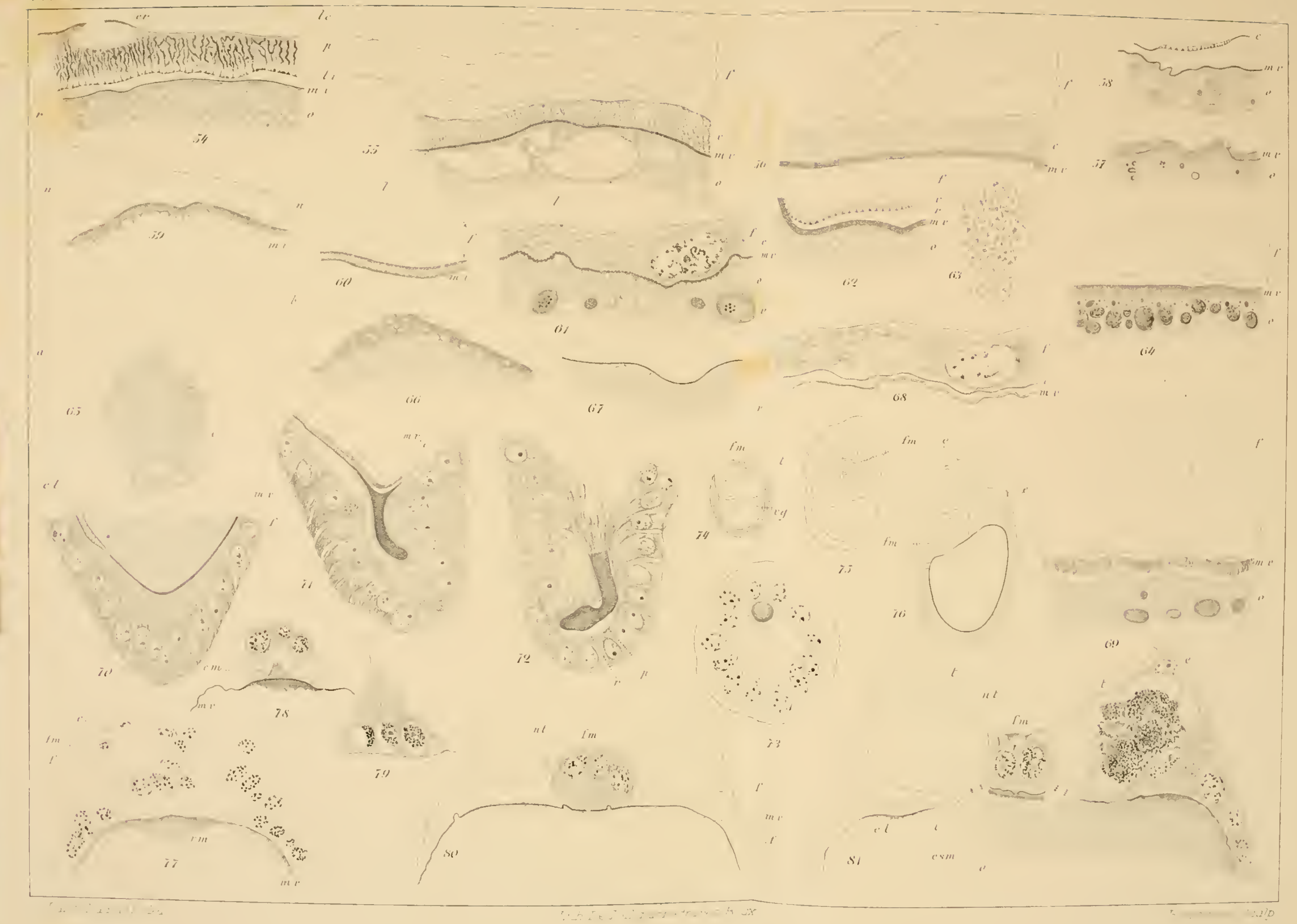
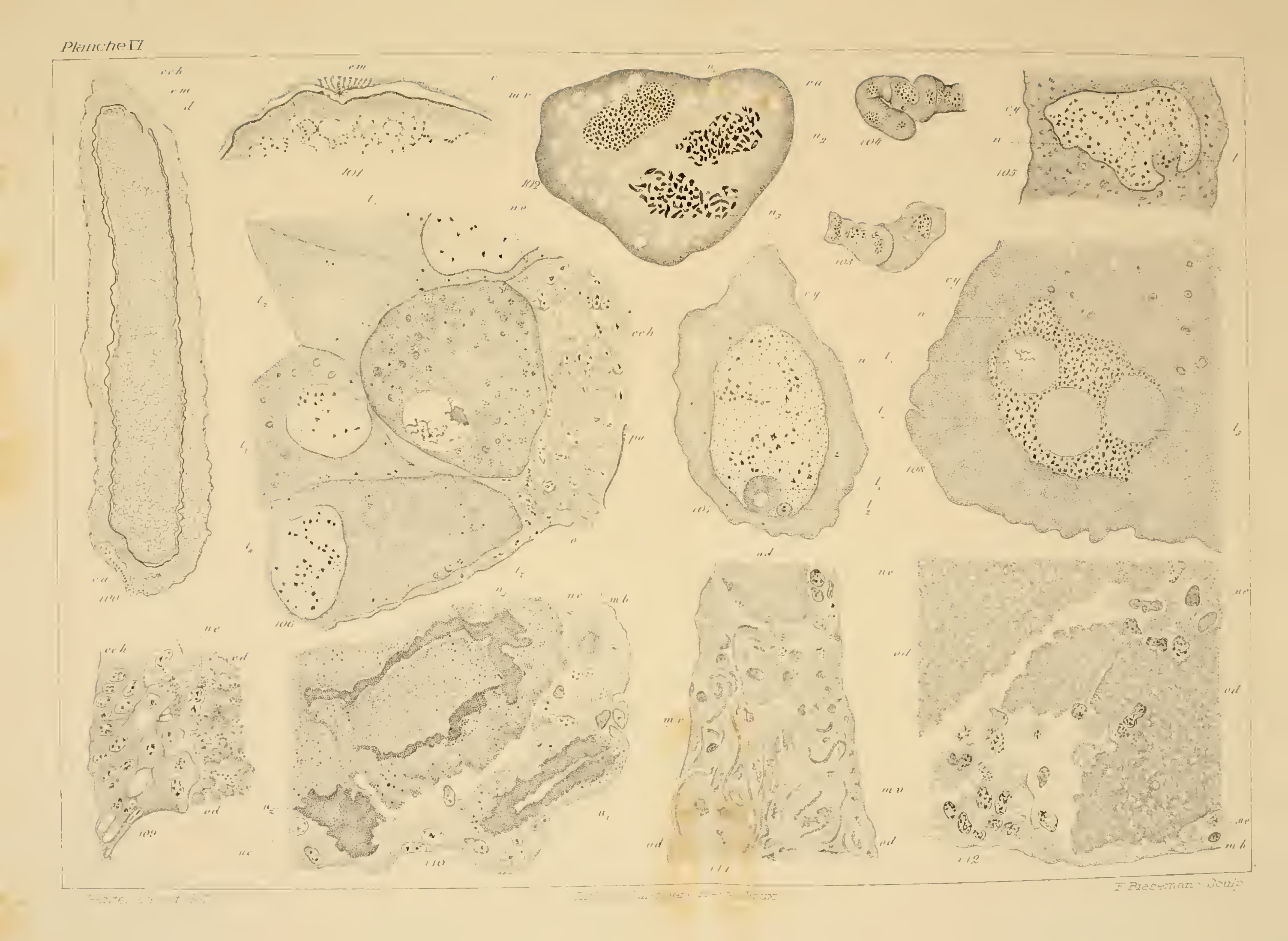




Planche VI

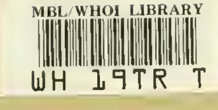


Pantel ad nat. del.

F. Paesemans Sculp.

Planche VII.




MBL/WHOI LIBRARY
WH 19TR T

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL
DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXIX

2d FASCICULE

Prix : 18 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1914

SOMATIC CHROMOSOMES
IN VICIA

BY

LESTER W. SHARP.

(Institut Carnoy, Louvain. — Laboratoire du Prof. V. Grégoire.)

(Paper received 14. March 1913.)

SOMATIC CHROMOSOMES IN VICIA. [1]

INTRODUCTION.

Before a full understanding of the intricate and significant phenomena of maturation can be approached it is necessary to possess a very accurate knowledge of the events occurring in the relatively simple somatic divisions. With regard to the splitting of the chromosomes, around which center all the events of karyokinesis, it is obviously of great importance to know at what stage and in what manner it takes place. The majority of recent researches, including the most critical ones, have shown that in somatic mitosis the split occurs during the prophase, usually very early. Most conspicuously opposed to this conclusion are the accounts dealing with *Vicia Faba* [Lundegårdh (10, 12 *a b c*), Fraser and Snell (10, 11)], in which the split is held to be a telophasic phenomenon.

The present study was undertaken primarily as an inquiry into the cause of this apparent lack of harmony between *Vicia* and other forms having chromosomes of large or intermediate size.

MATERIAL AND METHODS.

The roots were grown in damp sawdust in the laboratory. After three days growth they were fixed at hourly intervals throughout the day in the following solutions.

---

(1) A preliminary notice of this and other related researches being carried on in the laboratory of Professor Grégoire has appeared in *Comptes Rendus*. (Grégoire, V. : *La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique.*)

5 8 9 9

FLEMMING'S stronger solution :

1 % chromic acid	45 cc.
2 % osmic acid	12 cc.
Glacial acetic acid	3 cc.

BENDA'S modification of the above :

1 % chromic acid	45 cc.
2 % osmic acid	12 cc.
Glacial acetic acid	6 drops.

A weaker chromo-acetic-osmic solution :

Chromic acid	1/4 gm.
Glacial acetic acid	1 cc.
Water	100 cc.
1 % osmic acid	30 drops.

MERKEL'S solution :

1.4 % solution chromic acid	Equal parts.
1.4 % solution platinic chloride	

BOUIN'S solution :

40 % Formalin	25 cc.
Picric acid (sat. sol.)	75 cc.
Glacial acetic acid	5 cc.

FLEMMING'S weaker solution :

1 % chromic acid	25 cc.
1 % acetic acid	10 cc.
Water	55 cc.
1 % osmic acid	55 cc.

The effects of each of these solutions are briefly summarized below.

FLEMMING'S stronger solution fixes well only the peripheral cells of the root, five or six layers at the most. In the interior cells the structures appear to swell and flow together, an effect due in all probability to the large proportion (5 %) of acetic acid, which, on account of the more rapid penetration of this acid, becomes even greater by the time the solution has reached the central tissue. Thus the inner cells are worthless for critical

study. Of this fact FLEMMING (82) himself was fully aware. After this solution brilliant images are obtained by the use of HEIDENHAIN's haematoxylin. As the very fine structures retain the color well the preparations are especially valuable for their study. The cytoplasm becomes coagulated into coarse strands and lumps, especially in the central cells.

BENDA's solution is also better for the peripheral cells than for those of the interior, though the difference between the two regions is very much less marked than it is in the case of FLEMMING's solution. Very good results are often obtained in the inner cells. This is to be connected with the smaller amount of acetic acid present (1 %). In well fixed cells the structures stand out with great sharpness, in many cases even greater than after FLEMMING's solution. This difference seems to be brought about either through a slight contraction in BENDA's solution, or more probably through a slight swelling in the case of FLEMMING's. The finest structures do not retain the stain quite so strongly as after the latter fluid. Were it possible to use but one fixing reagent for *Vicia*, this one would be selected.

The weaker chromo-acetic-osmic solution next given effects the cells in almost exactly the same manner as does FLEMMING's strong solution. The cytoplasm is probably not so greatly altered. Since this fluid contains only 1 % of acetic acid and still causes a swelling and flowing together of the chromatic structures of the interior cells it is plain that it is not the percentage of the acetic acid alone that is responsible for the bad effects of this solution and of FLEMMING's, but rather its proportion to the chromic acid (4 : 1 in this solution, 6.6 : 1 in FLEMMING's, in contrast with only 1.25 : 1 in BENDA's. The percentage of osmic acid is the same in the last two).

BOUIN's solution also results in a swelling and rounding off of the structures. (Compare the smooth chromosomes from BOUIN material in FIG. 32 with those of FIG. 31, which are from BENDA material.) Consequently the finer details do not come out as well with this solution as with the above. The spindle is made to appear with considerable clearness, which suggests the value of BOUIN preparations for class use.

MERKEL's solution gives very inferior results. The ground substance of the nucleus is not perfectly transparent, and the whole preparation shows a lack of definition.

FLEMMING's weaker solution unexpectedly proved to be the most unsatisfactory fixing medium of all. The stain is removed from the chromatic structures so rapidly that it is impossible to obtain proper differentiation

of the finer parts. The small amount of acetic acid is to be noted in this connection — only 0.068 %, or 0.24 parts acetic to 1 part chromic. For double chromosomes at late prophase it is fairly good, as the halves stand clearly apart from each other, FIG. 23. Also the rapid destaining property renders material fixed in this solution of some value for the study of the structure of the chromosome.

Since the conditions under which the roots grew were fairly uniform the daily periodicity in the frequency of division was not well marked. At any hour all stages could be found. The best hours, however, seemed to be at about noon and six p. m.; at the former hour the number of prophases was very large, while in the evening telophases were present in greater abundance.

DESCRIPTION.

In this portion of the paper the results of the writer's work on *Vicia* will be presented with references necessary to properly relate them to the work of others, the general discussion of the main points being reserved for the following chapter. In order that the account of the telophasic transformation of the chromosomes into the resting reticulum and the prophasic condensation of the latter into chromosomes may be given without interruption the description will begin with the fully formed chromosomes as they appear at the end of prophase.

Late prophase and metaphase.

As the chromosomes arrange themselves upon the spindle preparatory to their anaphasic separation their double nature is obvious. In some preparations the two halves lie very close together and may be twisted somewhat about each other. as in FIG. 22, while in others they lie farther apart and show the presence of anastomoses with great clearness, FIG. 23. In the immediately preceding stages the halves are pressed tightly together, so that these anastomoses seem to be due to the mutual adherence at certain places when the halves move apart after the disappearance of the nuclear membrane. Very often some of the chromosomes show a transverse segmentation, as has been described by many writers.

The double chromosomes take their places on the spindle with the halves

superposed at the point of insertion, a point emphasized by GRÉGOIRE (12) in a criticism of the work of DEHORNE (11), who has overlooked these stages, and represents the chromosomes with the halves side by side and not in actual connection with the spindle. LUNDEGÅRDH (12*c*) states that some of them may not be in superposition, but the present writer finds on the contrary that they are always so placed. This arrangement seems to be a necessary stage preceding the separation of the halves.

The points of insertion of all the chromosomes lie in a single plane, a feature not shown in FIG. 22, since this figure represents a cell cut obliquely and selected to illustrate the superposition of the halves rather than the arrangement in a single plane. The latter point is shown in several of the following figures of the anaphase. The insertion of the fibers may be at any point on the chromosome. In FIG. 22 it is at the end, in FIG. 24 and 27 the long chromosomes are inserted at their middle points, and an intermediate position is shown by the lower chromosome in FIG. 25. This stands in agreement with GRÉGOIRE's (12 results on *Galtonia*, *Allium* and *Trillium*. BONNEVIE (11) reports a median insertion in *Allium*, while in *Vicia* FRASER and SNELL (11) describe an end insertion, which is surely the most frequent.

In *Salamandra* and *Allium* DEHORNE (11) shows the double chromosomes arranged in pairs at metaphase, a phenomenon also reported by GATES (12) for *Oenothera*. LUNDEGÅRDH (10) denies the existence of such a pairing in *Allium* and *Vicia*. The present writer has also failed to find evidence for it in *Vicia*. Occasionally one or two » pairs » may be observed, but this is held to be purely fortuitous.

In preparations which comparative study shows to be well fixed the spindle appears as a very weakly developed structure. Its limits are made out with great difficulty or not at all. The greater density of the » fibers » where they are attached to the chromosomes and the small projections on the latter at these points, FIG. 22-26, give a strong impression of bundles of fibers actually pulling the daughter chromosomes apart. It is evident, however, as many writers have pointed out, that this simple interpretation can no longer be applied, and that the spindle should be regarded as a region of streaming or other activity along which the chromosomes move, and which is so altered by the fixing agents as to become more distinctly fibrous and visible. This is emphasized by the fact that in *Vicia* the poorer the general fixation the more clearly the spindle fibres stand out, as

LUNDEGÅRDH (10) has also observed. Since the observation from which GATES (12) recently concluded that the spindle is a relatively stable structure was made upon fixed material we cannot attach to it any great value. The separation of the chromosomes is yet to be explained.

Anaphase.

The phenomena of the anaphase have been so fully described by other authors that they will here be given very brief treatment. The two halves of each double chromosome begin to separate at the point of insertion on the spindle, FIG. 26, 27, and gradually move away from the equatorial plane, FIG. 28, 29. FIG. 30 shows the separation of the halves of a long chromosome both of whose ends were lying on the same side of the equatorial plane, such as the lowermost chromosome of FIG. 25.

These events correspond in every particular to the « écartement dicentrique » described by GRÉGOIRE (12). DEHORNE (11) concluded from his work upon *Salamandra* and *Allium* that the anaphase consists in the simple separation into two lots of entire but secondarily split chromosomes, a statement which has been given adequate answer by MUCKERMANN (12) in his work on *Salamandra* itself, and by GRÉGOIRE (12) in his recent very detailed description of the metaphase and anaphase in *Galtonia*, *Trillium* and *Allium*.

Just before the daughter chromosomes become completely separated they are seen to be connected by small bridges of the chromatic material, FIG. 31. Since the chromosomes are moving apart at this time at least these anastomoses are certainly due to the drawing out of the viscid matter of the chromosomes, and are not sent out after the manner of pseudopodia. This fact is to be borne in mind in interpreting the anastomoses formed at other stages, notably at the telophase, which will soon be discussed.

The daughter chromosomes finally become entirely free from one another and draw together in two groups at the poles, FIG. 32. At this time the corresponding chromosomes are easily distinguished, especially in the case of the transversely segmented ones. They soon contract into extremely compact masses, the individual chromosomes being seen only in the most favorably stained preparations, FIG. 33. This « tassement polaire » (GRÉGOIRE and WYGAERTS, 03) has been held by LUNDEGÅRDH (12*a*) to be an artificial phenomenon due to the fixing reagents. With this opinion the

writer cannot agree, since the stage in question is found in material fixed in each of the several fluids used, and in the cells of all regions of the root where fixation is otherwise excellent.

DEHORNE (11) in his account of *Salamandra* and *Allium* reports the pairing of the chromosomes at anaphase, and further holds that each chromosome becomes completely split at this time. The present investigation of *Vicia* does not support either of these claims. It is true that two chromosomes may at times lie near each other or even in contact, forming anastomoses. Such a case is shown in FIG. A, but the phenomenon is of too rare occurrence to have any essential meaning in mitosis.

Concerning the structure of the chromosome during anaphase there is much difference of opinion. According to Miss MERRIMAN (04) the chromosomes of *Allium* have at anaphase a tubular structure which soon becomes quadripartite, being truly split. The interpretation of BONNEVIE (08) is just the reverse of this, the cross section showing at first a tetrad structure which later becomes circular. The chromatic material is denser at the periphery, so that the axial portion of the chromosome appears lighter. It is important to distinguish between this view and that of MERRIMAN (04) and of LUNDEGÅRDH (10, 12*b*). The latter authors hold that the axis of the chromosome is vacuolized, while BONNEVIE regards the chromosome as solid, but differentiated into a heavy outer portion and a less dense interior. LUNDEGÅRDH considers the axial vacuolization which he sees in *Allium* and *Vicia* as a true split. NĚMEC (10) also describes in *Allium* an anaphasic vacuolization, often axial, but does not interpret it as a split. FRASER and SNELL (11) see no change in the chromosomes of *Vicia* until telophase.

In a series of specially decolorized preparations of weak FLEMMING material the writer has made the following observations. At late prophase the stain is extracted rapidly from the chromosomes, leaving irregular stained patches standing out in sharp contrast to the pale decolorized portions, FIG. B. The action of the decolorizing agent in general begins at the surface and works gradually inward. If allowed to act for a longer time the chromosomes become uniformly pale. At metaphase the same condition obtains, FIG. C; as yet there appears to be little or no differentiation in the pale portion. At anaphase, however, it is seen, FIG. D, that the margins of the chromosome retain the color a little more than does the inner portion. At late anaphase, FIG. E, the differentiation is very distinct, and is seen especially well in cross sections of the chromosomes. The stain is extracted

most rapidly from the peripheral portion, as would be expected, since it is first attacked by the decolorizing agent (the « Spiegelfärbung » of Alfred Fischer, 99). The axial region loses color before the outer portion is completely decolorized because of its thinner consistency. In fig. F is shown a slightly later stage. The chromosome at the right has been cut longitudinally and shows the less dense axial portion in side view, while the lower ends of two of the other chromosomes show the effect due to an oblique cut.

We desire to lay emphasis upon the fact that in *Vicia* this irregular differentiation does not yet represent a real vacuolization of the chromosome, nor its true constitution. The retention of the stain only in certain parts of the chromosomes of fig. B-F is largely due to the irregular action of the reagents, for in the same preparation from which fig. C and D are taken we find the « Spiegelfärbung » of Alfred Fischer, fig. E and F. It is probable, however, that the aspects are due in part to the beginning of the transformation of the chromatic material, which comes to its full expression at the time of the telophasic vacuolization. As for the appearance of the wholly pale regions, it seems to be due simply to a differentiation of a denser and consequently more heavily staining outer portion, the inner portion remaining less dense and consequently lighter; comparative study shows that all the substance is chromatic.

On normally stained material a light line may nearly always be seen running along the center of each chromosome, as certain other writers have described, but in our preparations this is due solely to phenomena of refraction. On the much larger chromosomes of *Trillium*, on the other hand, Grégoire and Wygaerts (03) show that the vacuolization begins much earlier, even at the metaphase. The writer has been privileged to see the excellent preparations upon which this statement is based.

Telophase.

After remaining tightly pressed together for a short time the chromosomes begin to separate. As they do so they adhere to one another at various points where the substance then becomes drawn out to form anastomoses, fig. **34**, **35**. According to Boveri (04) the anastomoses are sent out from the chromosomes after the manner of pseudopodia. A similar opinion is held by Gates (12) and by Lundegårdh. Other investigators,

as STRASBURGER (05), DEHORNE (11), and MÜLLER (12), believe they are formed both by this method and through such adhesion as we have described. It is quite probable that some of the anastomoses in *Vicia* may be originate as « pseudopodia », since they become so very numerous in later stages. It seems clear from the figures, however, that the earlier ones are formed for the most part by the adherence of two viscid bodies, as is plainly the case with the similar structures occurring at anaphase, FIG. 31.

Reactions taking place between the chromosomes and the cytoplasm and between the various chromosomes now result in the production of the nuclear cavity. The beginning of this process is shown in FIG. 34, at the left. The chromosome-cytoplasm reaction is here revealed by the appearance of small droplets of clear liquid between the two. As they increase in size the chromosome becomes indented at these points, and the cytoplasm is pushed away into small concavities by the opposite side of the droplets. The distinction between chromosome and cytoplasm is very clear. The outer boundary of the droplets is not chromatic and remains colorless even when the fine chromosomic anastomoses at somewhat later stages are well stained. Thus the nuclear membrane, which is formed at the outer side of the droplets, seems without doubt to be cytoplasmic, in contradistinction to the opinion of VEJDOWSKY (12), who holds that the small droplets are really vacuoles within the chromosome, whose outer boundary is consequently along their outer side. According to this view the nuclear membrane represents the peripheral portion of certain chromosomes. In this connection it is important to note that such droplets usually appear before any vacuoles are visible in the interior; they have even been frequently observed during anaphase along the margins of the chromosomes before the latter have reached the poles. The peculiar interpretation of STOMPS (10), namely that the nuclear vacuole originates by the association of small preexisting vacuoles from the cytoplasm, has not found support in the present study.

The true telophasic vacuolization of the chromosomes begins at about the time the latter begin to separate from one another, FIG. 34-36. The vacuoles first appear as obscure though rather sharply limited circular or elongated spaces within the chromosome. They occur not only in the median region but also near or against the periphery — in fact in almost every conceivable position, as an inspection of the figures will show. This fact is of the greatest importance, as it bears directly upon the question of the

splitting of the chromosomes, which will receive full consideration later. As the vacuoles increase in size they become correspondingly clearer.

While the vacuoles develop into open spaces through the breaking down of thin portions bounding them the nuclear cavity increases rapidly in size, so that each chromosome stands out sharply as a ragged chromatic band joined to its neighbors by fine anastomoses, FIG. 37. Attention is directed to the details of this vacuolization. In FIG. 38 are shown several chromosomes or portions of chromosomes from different nuclei of about the stage of FIG. 37. These figures have been drawn with the greatest care in order to convey as accurate as possible an idea of the true structure of the chromosomes as they appear in the preparations. In FIG. 38*a* the vacuoles are so placed in the lower portion of the right hand chromosome as to give to the chromatic portion a spiral aspect. The same is true of a portion of the smaller chromosome in FIG. 38*b*. On the other hand, in FIG. 38*c*, *d*, *e*, are shown several cases of vacuolization more or less along the median line, which, if examined superficially without careful comparison with many other chromosomes, lead to the conclusion that a longitudinal split has occurred. FIG. 38*f*, *g*, *h*, represents examples of vacuolization almost wholly along the margins. From a careful consideration of these figures, to which many similar ones might be added, we can only conclude that the telophasic vacuolization proceeds absolutely without regularity, that each chromosome becomes an irregular alveolar and then reticulate band with nothing which can properly be called a longitudinal split.

Since these points are to be taken up in the general discussion, only a rapid survey of the literature of the subject will be presented here, in order that the relation of the present results to those of other workers may be kept in mind. The account given above corresponds essentially to that given by GRÉGOIRE and WYGAERTS (03) for *Trillium*, and by GRÉGOIRE (06) for *Allium*. KARPOFF (04) in his inadequate figures of "stellate bands" in *Vicia* at least suggests alveolization at the telophase. According to Miss MERRIMAN (04) the chromosomes of *Allium* break up at telophase to form a tetrad structure without any true alveolization. On 1908 and 1911 BONNEVIE published her striking results on *Ascaris*, *Allium*, and *Amphiuma*. In these accounts the chromosomes are described as each giving origin to an endogenous spiral chromatic thread which persists through the resting stages and in prophase again condenses to a chromosome. The figures given by YAMANOUCHI (08) of *Nephrodium* indicate a general telo-

phasic alveolization. Lundegårdh in 1909 described in *Trollius* anastomoses and a median vacuolization of the chromosomes, which at that time he did not regard as a longitudinal split. The next year (Lundegardh, 10), he concluded from his work on *Allium* and *Vicia* that this axial vacuolization is the beginning of a true split. He failed to find the spirals described by Bonnevie, but states that the chromosomes fragment and join to form the karyosomes. In his most recent papers (Lundegårdh, 12*b*, *c*) he again lays emphasis upon the double nature of the chromosomes at telophase.

According to Němec (10) the chromosomes of *Allium* undergo vacuolization without a true split. In *Najas* (Müller, 11) the phenomena evidently correspond to those described in the present account, though the figures of these stages are too few to make clear the details. Fraser and Snell (11) have expressed the idea that in *Vicia* the chromosomes undergo median vacuolization, and that since they are connected by anastomoses. The general enlargement of the nucleus produces a strain which pulls the chromosomes apart along the line of vacuoles. This they regard as a true telophasic split. In his work on *Salamandra* and *Allium* Dehorne (11) states that each chromosome is represented at telophase by a pair of interlaced spirals arising from an anaphasic split; he further holds that these double structures are associated in pairs, and that the chromosomes are thus always in dyads, each member being split. This remarkable interpretation has recently been criticized by Grégoire (12), who argues strongly against the existence of such spirals as are described by either Dehorne or Bonnevie. Granier and Boule (11) report a telophasic splitting of the chromosomes in *Endymion*, but as the paper ist not accompanied by figures we are not able to offer proper criticism. In a paper on *Allium*, Schustow (13) states that the split occurs through an axial vacuolization at telophase. The figures given by Schustow are unconvincing.

One or two further points regarding the telophase in *Vicia* remain to be mentioned.

In the daughter nucleus no continuous spirem is formed, which stands in accord with practically all critical works on the subject. Merriman (04), however, states that a more or less continuous spirem is produced.

The nucleolus appears during the early telophase. On *Phaseolus* and *Solanum* (Martins Mano, 04) it arises independently of the chromatin. Fraser and Snell (11) state that in *Vicia* it appears as a drop or several drops usually in relation to the chromosomes. The present writer sees it

at a stage earlier than that figured by FRASER and SNELL, among the rather loosely packed chromosomes. It is difficult to say what its relation to the latter may be. Since it is stained intensely even after all color has been removed from the chromosomes it is evident that the relation is not primarily a morphological one. That there is an indirect physiological connection between the activity of the chromosomes and the appearance of the nucleolus can hardly be doubted.

A later stage of the telophase is shown in FIG. 39 (the figure is accompanied by a small schema to facilitate explanation). The nucleus has increased considerably in size, as has the nucleolus. The chromosomes with their connecting anastomoses form a continuous reticulum filling the whole cavity, but the limits of each are easily discernable (compare schema). A comparison of FIG. 38 and 39 will aid in interpreting the latter. The chromosome *a* of FIG. 39 was vacuolized mainly along the central partion, as in the longer chromosome of FIG. 38*c*. On the other hand, the vacuoles of the chromosome *d* were produced almost entirely along one margin, as in the lower portion of FIG. 38*g*. With these two examples occurring in the same nucleus with others showing a much greater irregularity it is plain that we cannot speak of longitudinally split chromosomes at this stage. The true relation of this irregular vacuolization to the splitting of the chromosomes can be discussed only after the phenomena of the prophase have been considered.

Interphase.

For the excellent term - interphase - we are indebted to LUNDEGARDH (12) who has applied it to the state of the nucleus during the short interval between two successive mitoses in rapidly dividing tissue. In agreement with the results of that author the present study indicates that the telophasic transformation of the chromosomes does not as a rule proceed so far as in older tissue where the divisions are occurring more slowly or have ceased altogether, and that the point reached before the prophasic changes begin is by no means the same in all nuclei. A certain degree of fine division of the chromatin is apparently always necessary; just where the critical point lies would be difficult to determine in tissue showing all stages at one time, for one cannot say whether a given nucleus is still undergoing telophasic change or has stopped, soon to enter upon the prophases. The nucleus of

FIG. 39 probably represents a stage in which many nuclei pass the short period of the interphase, since only a few are observed with a more uniform reticulum. One or two nucleoli are invariably present. Occasionally small karyosomes are seen, but these are nearly always in nuclei advanced to a state which in older tissue would be called the resting stage.

Resting stage.

In older tissue higher in the root where the divisions are taking place very slowly or have ceased altogether the nuclei as a rule proceed farther in their telophasic changes than do those of the rapidly dividing region. FIG. 1 represents a nucleus from a long peripheral cell in which the cytoplasm forms only a thin parietal layer. It is obvious from a consideration of the general arrangement of the cytoplasm and the position of the nucleus that this cell has long since ceased dividing, and that the nucleus has been in the resting state for some time. Besides the nucleolus there are several large karyosomes and a number of smaller ones here and there in the network. The clear area around the nucleolus in many preparations seems without question to be due to imperfect fixation, for in cells where the fixation is otherwise good there is usually no such area, in agreement with STRASBURGER'S (05) results. The phenomenon indicates that whatever connection there may be between nucleolus and reticulum is very weak, for the latter never separates from the karyosomes, which are connected with the network by strands of all thicknesses.

Contrary to the results of LUNDEGARDH the karyosomes do not seem to be split, though the occasional approximation of two may give rise to such an appearance. Since these bodies arise after the resting reticulum has been formed it seems better to regard them not as a result of telophasic transformation, but rather as a phenomenon of the resting stage, as LUNDEGÅRDH (12) states. They appear in connection with the chromatic network and resemble the latter in staining quality. They thus seem to represent an elaboration product of the processes actively going on during rest, this product to go toward the formation of the prophasic chromosomes in nuclei which will again divide. In nuclei which have ceased division, as in FIG. 1, they are to perform no evident function.

The structure of the resting reticulum is of the first order of importance. At first sight it appears, FIG. 1, to be a fairly uniform network,

though irregular in its details, filling the nuclear cavity. Closer inspection reveals the fact that along certain lines the strands are uniformly finer than in the intervening heavier regions. A comparison with FIG. 36 and 38 makes it clearly evident that these heavier bands represent the reticulate chromosomes of the telophase joined together as a continuous net by finer anastomoses originating as already described. It is not claimed that all nuclei show the individual chromosomes during rest as clearly as in FIG. 1, since the bands do not always stand so well apart from one another, nor are they always so favorably oriented for observation. Furthermore the thickness of many sections renders impossible an analysis of the finer structures. If the stain be too light the delicate anastomoses do not appear and all the strands show a lack of definition, while in overstained preparations an even greater confusion results. But thin sections of material properly fixed and stained rarely fail to show with careful analysis under good lenses a state of affairs fundamentally like that represented in FIG. 1. Upon this point it is impossible to insist too strongly. It is plainly impossible to represent exactly in a drawing the general appearance of the fluid structures as they appear in varying levels under the microscope, together with a clear delineation of the details. In FIG. 1 a faithful attempt has been made to show as accurately as possible on a large scale the size and shape of the small divisions of the reticulum and their relation to each other, with as much of the general effect as can be given without producing an impressionistic picture of little or no value for a study of the important details.

The above interpretation of the resting nucleus does not agree with those of FRASER and SNELL (11) and of LUNDEGÅRDH (09, 10, 12), who state that in *Vicia* the chromosomes become indistinguishable. Furthermore the present study has revealed no evidence for the pairing of the bands during rest, such as has been reported by ROSENBERG (09) for *Drosera* and by DEHORNE (11) for *Salamandra* and *Allium*.

The evidence obtained in *Vicia* does not favor the theory that the resting reticulum is made up of a linin network upon which the chromatin is borne as individual granules or » Pangenosomen «, as is believed by MERRIMAN (04) to be the case in *Allium*. When the stain is sufficiently withdrawn the finer strands become clear while the heavier portions are still deeply colored, which gives the impression of separate chromatin granules connected by fine strands of another material. A critical study of variously stained preparations shows that the appearance is due to the

simple physical fact that the removal of the stain is complete first in the finer portions, the retention being longer and longer as the structures become coarser. One often observes in a single tapering strand that the color grows gradually deeper in passing from the finer to the coarser part. It seems that such an interpretation can be applied to many other accounts describing chromatic granules upon a colorless framework.

From these considerations we must conclude that *Vicia* does not afford good evidence for the existence of more than one substance in the chromatic structures. If two substances are present, for which certain workers believe to have found evidence, one, the ground substance, is impregnated by the other, the chromatic matter, in much the same manner that the body of a chloroplast is said to be impregnated by chlorophyll. Such an opinion is held by GRÉGOIRE and WYGAERTS (03), GRÉGOIRE (06,) LUNDEGARDH (09, 10, 12) and DIGBY (10). BONNEVIE (08, 11) also believes two substances are thus combined, but holds that the achromatic material is not continuous from one chromosome generation to the next. Her opinion regarding the persistence of the chromosomes as spiral threads during rest has already been mentioned. FRISENDAHL (12) finds in *Myricaria* that each of the very small chromosomes is represented throughout rest by four (sometimes more) parts arising by a true split and further subdivision during telophase. Since the chromosomes of *Vicia* are relatively very large we do not have a proper medium of comparison with FRISENDAHL's results.

Prophase.

The first indication that the prophasic changes have begun is seen in the breaking down of the anastomoses along the lines between the heavier portions of the reticulum, so that each chromosome stands out as an irregular reticulate and in places alveolar band connected with its neighbors only by the finest anastomoses or not at all, FIG. **2**. That these bands are the same which went to make up the reticulum at the preceding telophase seems highly probable from the fact that such bands are visible all through rest. Moreover, the anastomoses between the bands, being the most delicate, would be the first to stretch out or break as the reticulum again gives rise through condensation to the separate bands. The free ends of the chromosomes are easily made out at this time, a point which must be

remembered in interpreting the spirem stages which follow some time later.

The chromatic material of each chromosome now gradually condenses along a very irregular region around the open spaces and cavities, FIG. 2-4. The details of this process are made out with no difficulty in FIG. 2 and in FIG. 3, which shows a number of details from different nuclei. After an inspection of these examples it is hardly necessary to say that there is no regularity in the method of condensation. In FIG. 3*c* and *f* there is a more or less spiral aspect, as is also the case in certain chromosomes of FIG. 4, but it is plain from the other examples that no special meaning can be attributed to the appearance.

Attention is directed to the great similarity existing between these stages and these of the telophase, FIG. 37, 38. It is obviously necessary to use great care to avoid confusing the two phases. In FIG. 4 the whole cell has been represented to aid in making clear this point. Here the nucleus is large and round and has two large nucleoli. Owing to the thinness of the section and the orientation of the chromosomes the latter are cut into small pieces. The vacuolate cytoplasm is of uniform consistency throughout the cell and contains on all sides of the nucleus chromatic bodies such as LUNDEGÅRDH (10) has described. Moreover all the walls are of uniform thickness. In contrast to these characters are those of the telophase nucleus of FIG. 37. This nucleus has a shape at once recognized as characteristic of the telophase by those familiar with the nuclei of *Vicia*, is smaller and has a much smaller nucleolus than the prophase nucleus of FIG. 4, and is opposed by a sister nucleus of similar constitution in the cell below. From these considerations it is clear that the telophase and the prophase have not been confused.

When karyosomes are present they gradually become indistinguishable in the condensing bands without lengthening out to double structures such as LUNDEGÅRDH (10) has described.

When the thinner portions bounding the open spaces become broken down the condensed chromatic material remains as a very irregular zigzag thread of uneven thickness, which at once begins to straighten out, FIG. 5. At the same time the material tends to arrange itself more evenly throughout the length of the thread. All these processes — condensation, lengthening out, and equalization — go on independently of each other, all stages being represented in different chromosomes of the same nucleus or

even in different portions of the same chromosome, FIG. 5*b*. Again at this stage is frequently seen a spiral aspect. FIG. 6-9 show stages in the formation of the zigzag threads; in each case the nucleolus is not included in the thin section from which the drawing was made.

The almost entire absence of these stages from the accounts of many other writers is noteworthy, since they constitute evidence of the very highest importance in interpreting the splitting of the chromosomes. Although they form most striking aspects in the early prophases of *Vicia* they do not occur in the accounts of FRASER and SNELL (11) and of LUNDEGÅRDH (09, 10, 12*b*, *c*), who hold that the resting reticulum gives rise to threads double from the first, the duplicity probably corresponding to that which they find at telophase. Since the works of GRÉGOIRE and WYGAERTS (03) and of GRÉGOIRE (06) in which these phenomena were described, the nearest approach to a representation of such stages is given by NĚMEC (10), who shows in his fig. 105 of *Allium* the condensation of regions of the net to form irregular vacuolate bands during prophase. MÜLLER (12) believes the threads are formed by direct condensation without passing through the zigzag stage above described.

According to DELLA VALLE (09, 12) the thin threads of the prophase are due to an end to end association of liquid crystals, whose curved form results in the spiral appearance of the threads. He draws many comparisons with similar phenomena observable in liquid crystals artificially produced, erythrocytes, cell granules of various kinds, and even nuclei. But it is noteworthy that in the case of the organism studied *(Salamandra)* the stages necessary to demonstrate the phenomenon are not figured. This fact, taken together with the details of thread formation from a band as here presented, prevents a very serious consideration of the theory in the simple form stated by DELLA VALLE.

The remarkable figures of BONNEVIE (08, 11) without any doubt represent schematizations of the zigzag and often spiral appearance of the early prophase figures, while those of DEHORNE (11) seem to have been formed through the application of a similar method to the earlier condensing bands.

In *Primula* DIGBY (12) states that the chromosomes are formed by the stringing together of homogeneous beads of chromatin, which stands in agreement with the aspects LUNDEGÅRDH (12*a*) has seen in living material of *Vicia*. BEER (12) briefly describes the concentration of the reti-

culum to single or double lines. His » corkscrew « spirem (his fig. 64) probably represents the zigzag stage. According to GATES (12) the chromosomes of *Oenothera lata* are formed by the fusion of the threads of the reticulum. KARPOFF (04) describes and figures » stellate bands « in the prophases of *Vicia*, which apparently correspond to the reticulate bands of the present account. FRANCK's (11) figures 4 and 5 of *Vicia* are also suggestive.

GRÉGOIRE and WYGAERTS (03), GRÉGOIRE (06), NĚMEC (10) and DIGBY (10) were led to conclude from their researches that the formation of the chromosomes may proceed in the same or different plants by two methods : first, through the production of thin zigzag threads as above described, and secondly by direct concentration without the zigzag stages. It is evident in GRÉGOIRE's preparations, which the writer has had opportunity to see, that *Trillium* shows a somewhat variable behaviour in this respect. In *Vicia*, on the other hand, appearances which might lead to a similar interpretation seem to be due to the action of the fixing agents. In the cells of the central region of the root, where fixation is very poor in FLEMMING's stronger solution, it often appears that the net is passing over directly to fairly thick threads. After the solution of BENDA, which fixes much better the interior cells, such an alteration of the structures is comparatively slight. In the peripheral cells, which such comparisons show are well fixed in either fluid, the nuclei as far as can be determined always pass through the zigzag thread stage. The newly formed threads, however, are by no means always of the same thickness (compare FIG. **6-9** with FIG. **10**).

It follows from this description that the interpretation proposed by WILSON (12 *a*, *b*), largely on the basis of BONNEVIE's studies on *Allium*, is not applicable to *Vicia*. We have here to do with an irregular condensation of all the material to form a zigzag thread, and not with the unravelling of a coiled thread formed within the old chromosome. These facts are of importance in connection with ROUX's theory of the split.

It is in the thin homogeneous threads that the true longitudinal splitting of the chromosomes begins, FIG. **10** et seq. As soon as the thread becomes sufficiently equalized small vacuoles appear along the axis and rapidly develop into a more or less continuous split. Not all the threads, nor even all portions of the same one, undergo the change at the same time. In FIG. **6**, **9** and **10** it is clear that if we consider all the nucleus at once the processes of condensation, straightening, equalization and split-

ting are all going on simultaneously; only in a given small portion of a thread do they follow in definite sequence. Furthermore, as soon as the threads become equalized they at once begin to thicken, so that when the vacuolization and splitting are a little delayed they occur in threads of greater thickness than those of FIG. 10 (compare FIG. 11-16). In FIG. 12 the split is complete while the threads are yet very thin, while in the nucleus of FIG. 13 several much thicker threads, as at *a*, are still in the vacuolate stage. The variation in thickness shown by different threads of the same nucleus is also noticeable, FIG. 15, 16.

All steps intermediate between vacuolization and a complete split are easily made out in this series of figures. In FIG. 14 are given several instructive details from different nuclei. In the left hand portion of the chromosome *e* the split is still in the stage of vacuoles and open spaces, the cross pieces (originally the parts between the vacuoles) being heavy and numerous. In the right hand portion of the chromosome most of the cross pieces have disappeared, leaving the two halves almost entirely free from each other. FIG. 14 *a*, *b*, *d* show further examples of the cross pieces still uniting the halves of the chromosome. FIG. 14*c* represents a very exceptional condition, the split being in the vacuolate stage in a very much thickened thread. Other chromosomes in the same nucleus show a complete split. Since the phenomenon was observed in this one case only it is to be regarded as a variation without special meaning. It only serves to emphasize the prophasic nature of the longitudinal split.

In the present investigation of *Vicia* there is found no trustworthy evidence in support of the view of STRASBURGER (07, 11) that the splitting is initiated by the division of chromatic units or »chromomeres« arranged in a series along the thread at prophase. The modified opinion of MÜLLER (12), who holds that the portions of the thread between the chromomeres split first, is in better accord with the aspect of the threads as they begin to split, but that the splitting is bringing about the division of definite morphological units, as both authors believe, we are not able to conclude from the evidence at hand. This subject will be dealt with more fully in the general discussion.

As the double threads thicken they also become more uniform in size throughout their length, FIG. 17. In this nucleus they have a general longitudinal orientation which makes them especially favorable for study. The halves lie very close together at this time, but the split is easily seen in all

parts lying in a favorable plane. In other parts the double nature may be revealed through focusing. The occurrence of free ends not in the planes passed through by the knife again makes it clear that no continuous spirem is formed. A small detail from such a nucleus is shown in FIG. **18**. Besides the connections between the longitudinal halves of the same chromosome there are numerous fine ones between neighboring chromosomes which lie close together. It is probable that many such anastomoses are formed at a late stage as the result of contact of the semi-fluid bodies, and are not necessarily retentions from earlier stages.

The fully formed spirem threads still show the split very clearly. FIG. **19** represents a nucleus from the peripheral portion of a root fixed in FLEMMING's strong solution. In this region where the fixation is good there is no difficulty in recognizing the presence of the split. In the inner portion of the root it is often not made out at all, since this solution, as stated by FLEMMING (82) himself, fixes very poorly the inner cells. The fixation of interior cells of roots killed in BENDA's solution, though not as good as in peripheral cells, is as we have seen much better than in similar cells treated with the solution of FLEMMING. Such an inner cell fixed in BENDA's fluid is shown in FIG. **20**. Here the split, though obscure in parts, is at once seen to be present, being especially evident at free ends. The cut ends at the right in the figure show that the halves are pressed or have flawed together. This seems to be due for the most part to the action of the fixing agent, since in peripheral cells, especially those treated with BENDA's solution, such an obscuring of the split does not occur. Although the halves come to lie very close to each other at this time because of their shortening and thickening, they do not fuse.

The polar caps now appear, first as thin convex masses of clear - kinoplasm - which quickly become more conical and in which the spindle fibers seem to differentiate, FIG. **19**, **20**. The whole nucleus contracts rather rapidly after the manner described by LAWSON for *Smilacina* (11 *a*) and several other plants including *Allium* (11 *b*). But it is important in this connection to note that in the case of *Vicia* the fibers are seen differentiating in two opposed regions before the nucleus begins its contraction. Consequently LAWSON's theory regarding the origin of the spindle is not upheld by the present investigation.

When the contraction is at its height the chromosomes are very closely packed and their halves become tightly pressed together. FIG. **21** shows

a median section of a nucleus at this time. On account of the thinness of the section the chromosomes are cut into small pieces; these show the split clearly. In cells situated in improperly fixed tissue the split is made out with the greatest difficulty if at all, as has been described above for the preceding stages. Thus it is on such grounds that the writer interprets the results of BONNEVIE (08, 11) and of GATES (12) who state that the split visible in the early prophases closes completely during the late prophases, a new one appearing as the definitive split.

In the chromosomes during the late prophases *Vicia* shows no such « chromosome axis » as BONNEVIE (08) has described, but which is absent from her 1911 account. It can only be said that the interior of the chromosome is probably less dense than the peripheral portion.

The nuclear membrane now disappears and the chromosomes loosen up as an irregularly arranged group [1]. The halves at this time are very distinct, in many places not touching each other. Since this stage is rare in the material, as FRASER and SNELL (11) have also stated, it is probable that it is of very short duration. The chromosomes become arranged on the spindle at once after being freed by the dissolution of the nuclear membrane.

In support of the general view that the definitive splitting of the chromosomes occurs at prophase in a homogeneous band or thread may be cited the following works. The list is by no means complete. GRÉGOIRE and WYGAERTS (03) on *Trillium*, KARPOFF (04) on *Vicia*, MARTINS MANO (04) on *Phasaeolus* and *Solanum*, GRÉGOIRE (06) on *Allium*, YAMANOUCHI (08) on *Nephrodium*, BONNEVIE (08, 11) on *Ascaris*, *Amphiuma* and *Allium*, NĚMEC (10) on *Allium*, STOMPS (10) on *Spinacia*, GATES (12) on *Oenothera*, DIGBY (12) on *Primula*.

This brings to completion the description, which began with the arrangement of the chromosomes upon the spindle.

[1] The figure illustrating this stage has been inadvertently omitted from the plates.

DISCUSSION.

The splitting of the chromosomes.

In dealing with this question the following facts, described in detail in the foregoing section, must be borne in mind. At telophase the chromosomes become transformed into irregular reticulate bands (pages 304-306), which remain connected as a continuous network through interphase or more complete rest (pages 308-311), and which again separate from each other at prophase (pages 311-312). Each then condenses in an irregular manner and gives rise to a thin zigzag thread (page 312). After this becomes equalized the longitudinal split occurs through median vacuolization (page 314), the split so formed remaining until the separation of the daughter chromosomes at metaphase (page 316).

The point of greatest importance lies in the relation of the vacuolization which brings about the split to the vacuolization of the preceding telophase. Since there is good reason to regard the vacuoles and subsequent open spaces of the telophase as continuous with those of the early prophasic bands, the objection might be raised that the later true splitting of the thin threads merely represents a reappearance of the early prophasic spaces after the processes of condensation and equalization have been accomplished. This would mean that the splitting is really initiated by the vacuoles of the telophase. That there is no room for such an objection is at once obvious from a careful consideration of the details. During the condensation of the chromatic matter around the open spaces and occasional vacuoles the thin boundaries of the latter became broken down, leaving a simple but very irregular thread, as has been described at page 312. It is clear in the light of these facts that these spaces and vacuoles in no way enter into the later vacuolization and splitting of the thin thread. It is true that a small vacuole of the early stages might remain at the center of the condensing portion and thus be - used - in the later true splitting, but this has not been observed with certainty in any case. The true split, then, which arises through the vacuolization of the thin thread, is a new thing in no way directly connected with the alveolization at the preceding telophase. In the explanation of stages absent from other accounts of *Vicia* we believe to have shown conclusively that the true splitting of the chromosomes is in this form a prophasic phenomenon.

The points in which the present work stands in harmony with that of other writers have appeared in the course of the description. It now remains to consider certain points of disagreement.

The chief difference arises through the absence of the important prophase stages from previous accounts of *Vicia*. According to LUNDEGÅRDH (09, 10, 12*b*, *c*) and FRASER and SNELL (11) the threads appear from the resting net already double and remain so until metaphase, in contrast to the opinion of BONNEVIE (08, 11) who in other material sees them at first single and later becoming double. In *Vicia* the writer has occasionally seen images giving rise to an idea of duplicity in the very early prophases but they are far from being the rule. In LUNDEGÅRDH's figures many strands are single and in others the double nature is none too evident. In fact it is not without difficulty that any definite conception is formed from these figures of the very early prophases (12*b*, plate 18). But it is sufficient to say that the descriptions and figures of both LUNDEGÅRDH and FRASER and SNELL are incomplete, in that they omit the critical stages. The same statement applies to the works of FARMER and DIGBY (10), DEHORNE (11), and GRANIER and BOULE (11).

On the other hand, we have seen in *Vicia* images such as must have been the basis of BONNEVIE's figures. A comparison of our FIG. 5 with those of BONNEVIE makes this evident. The similarity is even more striking in the case of *Allium* (GRÉGOIRE, 06). The thin threads, often actually spiral but more often only apparently so, have been recognized by BONNEVIE but have been so schematized that their true meaning is almost wholly obscured.

The prophase figures 7, 8 and 9 from which MÜLLER (12) argues for a « direct condensation » of the reticulate bands into chromosomes represent aspects paralleled in *Vicia* only in cells not properly fixed to render clear the details, as described at page 314.

The results of BEER (12), FRISENDAHL (12), and GATES (12) on small chromosomes have been mentioned in the description.

In the telophase the figures of LUNDEGÅRDH (12*b*, *c*) are again incomplete, since the details of alveolization, which constitute evidence of the highest value for the solution of the question in hand, are largely lacking. Cases of vacuolization almost wholly along the central region seem to have formed the basis of illustration. Such cases we have indeed observed, but certain of the figures could have been produced from our prepara-

tions only through the omission of the finer details and an incomplete avoidance of schematism. Only at prophase do we find anything approaching the condition shown in his fig. 52*a* and 52*b* (12*b*), which are given as anaphase aspects.

The series of figures given by Fraser and Snell (11) is also very incomplete in the absence of the early stages and details of alveolization. One would interpret their fig. 4-6 as representing a telophase split only after considerable hesitation.

The figures of Bonnevie (08, 11) and of Dehorne (11) are apparently schematizations of the occasional spiral aspect of the alveolar bands.

All the above having been said, we insist upon one fact, a fact obvious when the details are known, that whatever be the condition at telophase and very early prophase — whether there be irregular alveolization, regular alveolization, or a fairly even longitudinal division of the chromosome — it has nothing whatever to do with the true split which occurs in the thin thread at prophase.

The interphase and resting stages have been most fully figured by Lundegårdh (12*b*, plate 17). Concerning these figures it should be said that such impressions as they convey have frequently been gained from our material, but never from preparations which proved to be of value for critical study. Such absence of detail from properly stained material is not easily understood. The figures which Fraser and Snell (11) give as resting nuclei are far too small and devoid of detail to be of value in interpreting these difficult stages.

Having established the time of the splitting in *Vicia*, its nature must now be considered.

Strasburger held strongly to the opinion that the splitting is initiated by the division of definite morphological units or chromomeres arranged in a series along the thread. This was denied by Grégoire and Wygaerts (03) for *Trillium*, Martins Mano (04) for *Phasaeolus* and *Solanum*, and by Grégoire (06) for *Allium*. In 1907 Strasburger again described chromomeres in *Pisum*, and the following year Grégoire (08) made answer. Bonnevie (08) and Stomps (10) found no chromomeres in *Allium* and *Spinacia* respectively. In 1911 Strasburger still retained his former idea. In his work on *Najas* Müller (12) again described chromomeres, but modified the former theories by stating that the portions of the thread be-

tween the chromomeres split first. In 1912 LUNDEGÅRDH (12*b*) denied the existence of chromomeres in *Vicia*.

It is clear, then, that we have to do here with the opinion of MÜLLER, which may in all probability be regarded as also the last opinion of STRASBURGER. The theory put forth by MÜLLER has much support in the observed aspects. In *Vicia*, when the vacuoles along the thread become open spaces, relatively heavy cross pieces are left connecting the longitudinal halves, FIG. **15** at *a*, FIG. **14***c* at left. This stage MÜLLER shows in his fig. 11 as a series of rounded granules joined by two delicate strands. When the cross pieces become thinner or finally break at the middle to complete the split the result is the accumulation of material in small lumps opposite each other, FIG. **10**, **13**, **15** and **16** at *b*, MÜLLER's fig. 12, which gradually become equalized with the rest of the thread.

This process we cannot for several reasons interpret as representing a division of morphological units or chromomeres. There is in *Vicia* no such sharp distinction between rounded granules and connecting parts as MÜLLER shows in his fig. 11 and 12*c*, but the heavier portions pass off more gradually into the lighter without any change in the nature of the material. An apparent differentiation of the two is brought about by the more rapid removal of the stain from the delicate parts. The occurrence of such pairs of small swellings is by far too irregular in *Vicia* to be of importance; we find nothing equal to MÜLLER's very regular fig. 12*a*.

Furthermore, if such granules be ultimate units they are far too few for the present requirements of mendelian theories, as other writers have often objected. If each is held to be an aggregation of invisible primary morphological units, each of which splits and thus brings about the division of the visible granule, the theory of chromomeres has gone where the microscope cannot at present follow. We are inclined to remain more closely with the observed facts and regard the split as the division of a homogeneous thread or band, in which there is as yet no trustworthy evidence for the existence of chromatic morphological units. At the same time we cannot fail to recognize the highly suggestive nature of the arrangement of the chromatin in a thin thread and its accurate separation into two equal parts. In the absence of direct morphological evidence for the presence of various » qualities « placed in a series along the thread we may still look hopefully toward other sources for the further support which it would seem the theory of ROUX must sooner or later have.

The individuality of the chromosomes.

This question can only be touched upon at this time. Having in mind the events as we have described them for *Vicia* — the telophase association of reticulate bands each representing a chromosome, the visibility of such bands during rest, and their prophasic isolation and condensation to chromosomes — it is very natural to draw the conclusion that the chromosomes are preserving their autonomy through the resting stages. This is especially impressed upon the observer as he sees the aspects of the telophase duplicated in the prophase, the processes being repeated in the reverse order. He can hardly regard such a succession of events as other than very strong visible evidence for the individuality of the chromosomes.

This simple statement of the case is very far from being a full one. Not all forms show such striking evidence as does *Vicia*. This is to be expected, since no process believed to be fundamental or of general occurrence is equally well exhibited by all organisms. In many cases the telophasic transformation is more complete. We cannot rely upon *direct* observation to show that in such forms, or even in *Vicia* itself. the reticulum breaks down precisely along all the lines where the chromosomic bands joined at telophase. The same should be said of the forms in which the chromosomes are reported to fragment more or less irregularly at telophase. But in all cases the resting structures give rise to a certain number of chromosomes with almost perfect regularity.

The above considerations suggest the existence of a more fundamental cause for the autonomy and frequent structural independence of the chromosomes during rest and their reappearance at prophase — a cause of whose nature we are as yet unaware, but whose effects are visible in the phenomena exhibited in cases like *Vicia*. Although the theory of the autonomy of the chromosomes is thus held to be supported by a strong basis of observed facts, we believe the underlying principles governing this autonomy are yet to be sought.

SUMMARY.

1. The resting nucleus contains a continuous reticulum in which the various chromosomes can be distinguished as heavier bands, even in old cells of the root (page 310 and FIG. **1**).

2. At prophase each reticulate band separates from its neighbors. The chromatic material condenses to an irregular region around the open spaces and cavities, and forms a simple zigzag thread which becomes straightened and equalized (pages 311-314 and FIG. **2-9**).

3. The split occurs through axial vacuolization of the simple and very thin thread and remains until the metaphase (pages 314-317 and FIG. **10-24**).

4. *Vicia* affords no trustworthy evidence for the existence of morphological units or chromomeres (page 315).

5. There is no continuous spirem either at prophase or telophase.

6. The chromosomes are arranged on the spindle with their halves always in superposition and separate into daughter chromosomes which become massed at the poles (pages 300-304 and FIG. **22-33**).

7. The chromosomes gradually separate from each other at telophase, remaining connected by anastomoses. They become irregularly alveolized and form together a continuous resting reticulum (pages 304-308 and FIG. **34-39**).

8. The telophasic vacuolization has nothing whatever to do with the longitudinal splitting of the chromosomes, which is a purely prophasic phenomenon (compare with conclusions 2 and 3) (pages 318-321).

9. The results obtained in *Vicia* indicate the high probability of the theory of the individuality of the chromosomes (page 322).

To Professor VICTOR GRÉGOIRE the writer takes pleasure in expressing his high appreciation of the advice so generously offered, and of the many courtesies shown him during his stay in Louvain.

Institute Carnoy, Louvain.

LITERATURE CITED.

1912 *Beer, R.* : Studies on spore development. II. On the structure and division of the nuclei in the Compositae; Ann. Bot., **26** : 705-726. Pls. 66, 67.

1908 *Bonnevie, K.* : Chromosomenstudien. I. Chromosomen von *Ascaris, Allium* und *Amphiuma.* Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität; Archiv für Zellforsch., **1** : 450-514. Pls. 11-15. Figs. 2

1911 » Chromosomenstudien. III. Chromatinreifung in *Allium cepa* (♂); Idem, **6** : 190-253. Pls. 10-13.

1904 *Boveri, Th.* : Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. Jena.

1911 *Dehorne, A.* : Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* Laur. et chez *Allium cepa* L.; Archiv für Zellforsch., **6** : 613-639. Pls. 35, 36. Figs. 2.

1909 *Della Valle, P.* : L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi; Archivio zoologico Italiano, **4** : 1-177. 1 pl.

1912 » La morphologia della cromatina dal punto di vista fisico; Idem, **6** : 37-321. Pls. 4, 5. 75 figs. 9 diagrams.

1910 *Digby, L.* : The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans;* Ann. Bot., **24** : 727-757. Pls. 59-63.

1912 » The cytology of *Primula kewensis* and other related *Primula* hybrids; Ann. Bot., **26** : 357-388. Pls. 41-44. Figs. 2.

1910 *Farmer, J. B.*, and *Digby, L.* : On the somatic and heterotype mitosis in *Galtonia candicans;* Rep. Brit. Assoc. Sheffield 1910. 778-779.

1899 *Fischer, Alfred* : Fixierung und Färbung des Protoplasma. Jena.

1911 *Franck, W. V.* : Somatische Kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Amsterdam.

1910 *Fraser, H. C. I.*, and *Snell, J.* : Vegetative mitosis in the Bean; Rep. Brit. Assoc. Sheffield 1910. 777-778.

1911 » The vegetative divisions in *Vicia Faba;* Ann. Bot., **25** : 845-855. Pls. 62, 63.

1912 *Frisendahl, A.* : Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Dear; Kungl. Svenska Vetensk. Handl., **48**, N° 7. Pls. 3. Figs. 21.

1912 *Gates, R. R.* : Somatic mitosis in *Oenothera;* Ann. Bot., **26** : 993-1010. Pl. 86.

1911 *Granier* et *Boule* : Sur les cinèses somatiques chez *Endymion nutans;* C. R. Ac. Sc., 152.

1903 *Grégoire, V.*, et *Wygaerts, A.* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; La Cellule, **21** : 7-67. Pls. 2.

1906 *Grégoire, V.* : La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'*Allium*); La Cellule, **23** : 311-353. Pls. 1, 2.

1908 » Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne; Ann. soc. Roy. zool. et malacol. de Belgique.

1912 » Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique. A propos d'une interprétation nouvelle; Ann. soc. scient. de Bruxelles, **34**. 36 pp. 1 pl.

1904 *Karpoff, W.* : La caryocinèse dans les sommets des racines chez la *Vicia Faba* (French résumé); Trav. de l'Inst. agron. de Moscou. 1 pl.

1911*a* *Lawson, A. A.* : The phase of the nucleus known as synapsis; Trans. Roy. soc. Edinb., **47** : pt. 3. 591-604. Pls. 1, 2.

1911*b* » Nuclear osmosis as a factor in mitosis; Ibid., **48** : pt. 1. 137-161. Pls. 1-4.

1909 *Lundegårdh, H.* : Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen; Svensk. Bot. Tidskr., **3** : 78-124. Pls. 2, 3.

1910 » Ueber Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium cepa* und *Vicia Faba;* Idem, **4** : 174-196. Figs. 11.

1912*a* *Lundegårdh, H.* : Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material; Jahrb. wiss. Bot., **51** : 236-282. Pl 2. Figs. 8.

1912*b* » Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen; Archiv für Zellforsch., **9** : 205-330. Pls. 17-19. Figs. 9.

1912*c* » Chromosomen, Nukleolen, und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese; Beitr. zur Biol. der Pflanzen, **11** : 373-542. Pls. 11-14.

1904 *Martins Mano, B.* : Nucléole et chromosomes; La Cellule, **22** : 57-76. Pls. 1-4.

1904 *Merriman, M. L.* : Vegetative cell division in *Allium;* Bot. Gaz., **37** : 178-207. Pls. 11-13 1 diag.

1912 *Muckermann H.* : Zur Anordnung, Trennung, und Polwanderung der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase der somatischen Karyokinese bei Urodelen; La Cellule, **28** : 233-252. Pls. 2.

1911 *Müller, H. A. Cl.* : Kernstudien an Pflanzen. I u. II; Archiv für Zellforsch., **8** : 1-51. Pls. 1, 2.

1910 *Němec, B.* : Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.

1909*a* *Rosenberg, D.* : Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen; Svensk. Bot. Tidskr., **3** : 64-77. Pl. 1.

1909*b* » Ueber den Bau des Ruhekerns; Idem, **3** : 163-173. Pls. 5. 1 fig.

1913 *Schustow, L. (von)* : Ueber Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa;* Anat. Anz., **43** : 15-30, 24 fig.

1910 *Stomps, Th. S.* : Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea.* Pp. 162. Pls. 2. Amsterdam. German account : Biol. Centralbl., **31** : 257-320. Pls. 1-3. 1911.

1905 *Strasburger, E.* : Typische und allotypische Kernteilung; Jahrb. wiss. Bot., **42** : 1.

1911 *Strasburger, E., Jost, L., Schenck, H.,* und *Karsten, G.* : Lehrbuch der Botanik. Elfte Aufl. Jena.

1912 *Vejdowsky, F.* : Zum Problem der Vererbungsträger; Königl. Böhmische Gesells. d. Wiss. Prag, 1911-1912.

1912*a* *Wilson, E. B.* : Some aspects of cytology in relation to the study of Genetics; American Naturalist, **46** : 57-67.

1912*b* *Wilson, E. B.*: Studies on chromosomes VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other forms, with considerations on synapsis and reduction; Jour. Exp. Zool., **13** : 345-449 Pls. 9.

1908 *Yamanouchi, S.*: Sporogenesis in *Nephrodium*: Bot. Gaz., **45** : 1-30. Pls. 1-4.

EXPLANATION OF FIGURES.

All figures were drawn at the level of the table with the aid of an ABBE *camera lucida under a* ZEISS *apochromatic objective 2 m.m. N. A. 1.40, with a* WATSON *holoscopic condensor and compensating ocular 18, magnification 3300. They have been reduced to one-half the original size.*

FIG. **1.** Resting nucleus from old cell. Chromosomes visible as bands in the reticulum. Several caryosomes present. Strong FLEMMING (Page 309).

FIG. **2.** Prophase. Chromosomes separate from each other and condensing. Str. FLEMMING (Page 311).

FIG. **3.** Prophase. Details of condensing chromosomes. Str. FLEMMING (Page 312).

FIG. **4.** Prophase. Chromosomes condensing. Spiral aspect in one above larger nucleolus. Str. FLEMMING (Page 312).

FIG. **5.** Prophase. Condensed chromosomes straightening out as simple zigzag threads. Spiral aspect in several. Str. FLEMMING (Page 312).

FIG. **6.** Prophase. Stage in the formation of zigzag threads. Split starting in one at center. Str. FLEMMING (Page 313).

FIG. **7.** Prophase. Simple zigzag threads. BENDA (Page 313).

FIG. **8.** The same.

FIG. **9.** The same. Split starting in thread near centre and at bottom.

FIG. **10.** Prophase. Two levels of the same section. Split beginning as vacuoles in very thin threads. BENDA (Page 314).

FIG. **11.** Prophase. Splitting of thin threads; vacuoles, open spaces, and complete splits. BENDA (Page 315).

FIG. **12.** Prophase. Split complete in rather thin threads. BENDA (Page 315).

FIG. **13.** Prophase. All stages of splitting in thicker threads. BENDA (Page 315).

FIG. **14.** Prophase. Details of splitting; *c*, vacuoles occurring exceptionally late. *a, b, c*, str. FLEMMING; *d, e*, BENDA (Page 315).

FIG. **15.** Prophase. Heavy cross pieces between lighter halves of split thread at *a*. BENDA (Page 315).

FIG. **16.** Prophase. Split complete in threads of varying thickness. Str. FLEMMING (Page 315).

FIG. **17.** Prophase. Later stage. Threads thickened and fully equalized. Split very clear. BENDA (Page 315).

FIG. **18.** Prophase Detail from nucleus like FIG. **17**, showing anastomoses. BENDA (Page 316).

FIG. **19.** Prophase. Spirem stage in peripheral cell. Split very clear. Str. FLEMMING (Page 316).

FIG. **20.** Prophase. Spirem stage in central cell. Split obscure but present. BENDA (Page 316).

FIG. **21.** Prophase. Nucleus contracted; chromosomes closely grouped with halves tightly pressed together. Str. FLEMMING (Page 316).

FIG. **22** Metaphase. Chromosomes arranged on spindle with halves superposed. End insertion. Str. FLEMMING (Page 300).

FIG **23.** Metaphase. Single chromosome showing well the anastomoses. Weak FLEMMING (Page 300).

FIG. **24.** Metaphase. Long chromosome inserted at middle point. Str. FLEMMING (Page 301).

FIG. **25.** Metaphase. Lower chromosome inserted at point intermediate between middle and end. Str. FLEMMING (Page 301).

FIG. **26.** Early anaphase. Daughter chromosomes beginning to separate at point of insertion. Str. FLEMMING (Page 301).

FIG. **27.** Early anaphase. Long chromosome with median insertion beginning to separate. BOUIN (Page 302).

FIG. **28.** Anaphase. Daughter chromosomes more widely separated, with points of attachment equidistant from equatorial plane. BENDA (Page 302).

FIG. **29.** Anaphase. Later stage. Str. FLEMMING (Page 302).

FIG. **30.** Anaphase. Long chromosome with median insertion. Str. FLEMMING (Page 302).

FIG. **31.** Anaphase. Anastomoses between daughter chromosomes in four cases. BENDA (Page 302).

FIG. **32**. Anaphase. Chromosomes drawing together at poles. Some chromosomes segmented. Bouin (Page 302).

FIG. **33**. Late anaphase. « Tassement polaire ». Str. Flemming (Page 302).

FIG. **34**. Telophase. Nucleolar vacuole beginning to form by reaction of chromosomes and cytoplasm. Vacuolization of chromosomes beginning. Chromosomes beginning to separate, leaving anastomoses. Str. Flemming (Page 304).

FIG. **35** Telophase. Chromosomes more separated. More vacuoles present, irregularly placed. Str. Flemming (Page 304).

FIG. **36**. Telophase. Detail of later stage. Vacuoles clearer. Str. Flemming (Page 305).

FIG. **37**. Telophase. Later stage. Chromosomes alveolized to form irregular bands. Str. Flemming (Page 306).

FIG. **38**. Telophase. Details of alveolization. Spiral aspect in *a* and *b*. Split aspect in *c*, *d* and *e*. Str. Flemming (Page 306).

FIG. **39**. Late telophase. Chromosomes visible as reticulate bands joined by fine anastomoses. Str. Flemming (Page 308)

FIG. A. Anaphase. Appearance of pairing of chromosomes. Str. Flemming (Page 303).

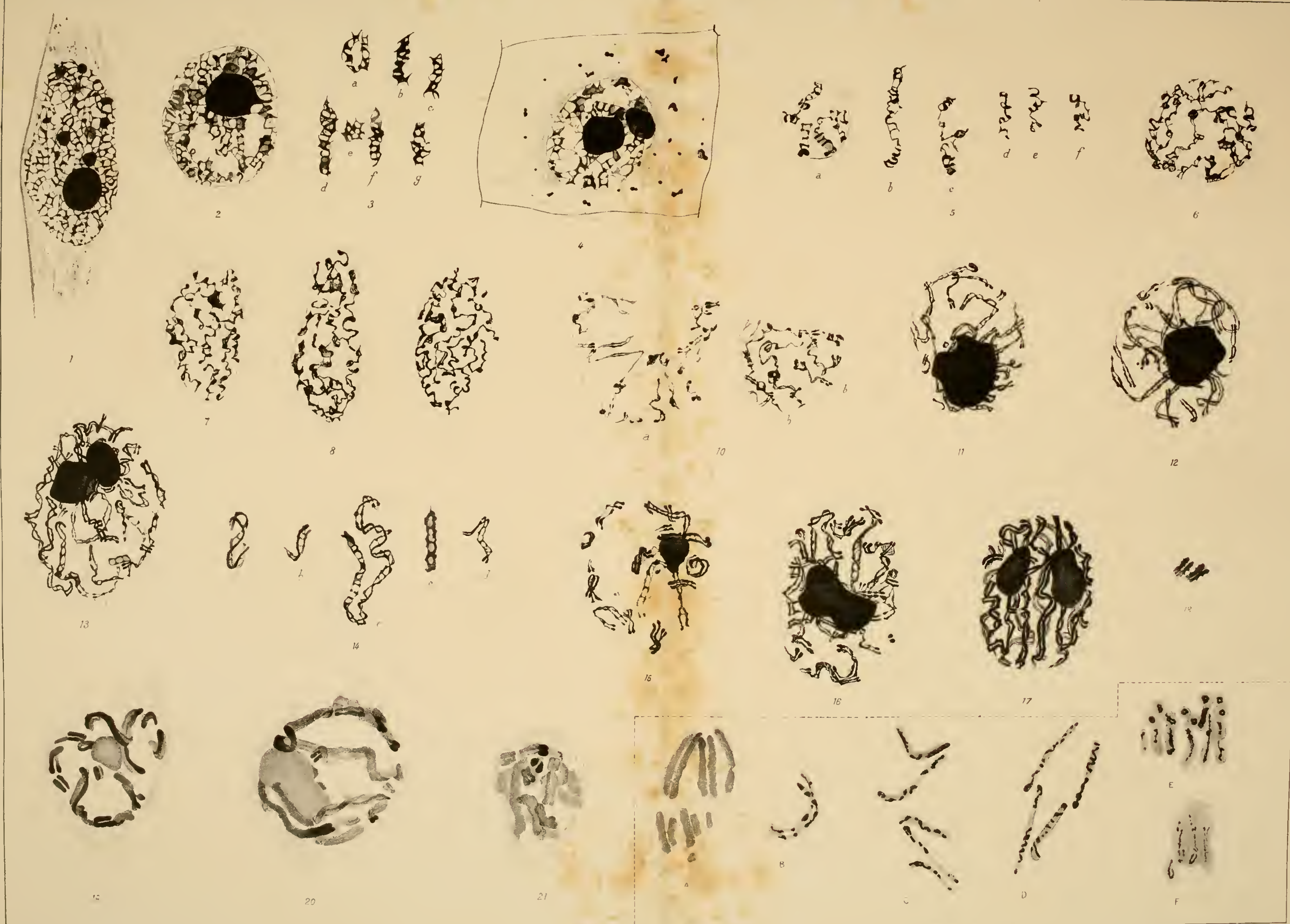
FIG. B. Late prophase. Stain extracted from all but irregular central portions. No differentiation in structure of chromosome. Weak Flemming (Page 303).

FIG. C. Metaphase. Same condition as in B. Weak Flemming (Page 303).

FIG. D. Anaphase. Destained portions appear denser at periphery and light along axis. Weak Flemming (Page 303).

FIG. E. Late anaphase. Stain extracted from peripheral parts and axis. Axis not vacuolate but less dense. Weak Flemming (Page 303).

FIG. F. Late anaphase. Same condition as in E. Chromosome at right cut longitudinally, showing less dense axis. Weak Flemming (Page 304).



L. W. Sharp ad nat. del.   Imp. Giele Louvain   J. Singelée, lith. Brux.



L W Sharp ad nat. del.

Imp Giele. Louvain

J Singelée, lith Brux.

Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées

PAR

Edmond DE SMET

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

(INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. - LABORATOIRE DU PROF. V. GRÉGOIRE.)

(Mémoire déposé le 15 décembre 1913.)

Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées. [1]

Chapitre I.

Métaphase et anaphase somatiques dans le Crepis virens.

Le *Crepis virens*, grâce au nombre restreint de ses chromosomes (le nombre diploïde est six), permet d'établir avec une singulière clarté le schéma classique de la cinèse somatique. C'est pourquoi, bien que Grégoire (12) ait réfuté définitivement par l'étude de plusieurs plantes l'interprétation de Dehorne (11), nous croyons utile de donner une brève description de la métaphase et de l'anaphase dans notre objet. Nous aurons d'ailleurs à signaler plusieurs données nouvelles.

Fin de la prophase.

Le noyau encore fermé, fig. 1 et 2, contient six chromosomes en forme de rubans. Ceux-ci affectent, en ce moment, une disposition qui n'a pas encore été si clairement observée ailleurs : les six chromosomes se trouvent massés sur le nucléole, qui est central, et laissent inoccupée une assez large zone périphérique de la cavité nucléaire; ils sont plus ou moins enroulés autour du nucléole; ils le touchent par une de leurs extrémités ou même par les deux, fig. 1, ou bien ils tiennent appliquée sur le nucléole la partie médiane de leur corps, laissant leurs extrémités se terminer librement dans le grand espace qui entoure le nucléole.

(1) Nous indiquerons nos méthodes de fixation dans la description même des images et dans l'explication des planches; pour la coloration, nous nous sommes servi uniquement de la méthode de Heidenhain.

Nous pensons que ce groupement des chromosomes est naturel et qu'il ne provient pas d'un ramassement provoqué par les réactifs; les chromosomes apparaissent, en effet, parfaitement isolés les uns des autres et ne sont en aucune façon tassés brutalement les uns contre les autres, ainsi qu'il arrive de la structure nucléaire dans les cas de synapsis exagérés. En ce qui concerne la signification de ce groupement, il convient d'abord de remarquer que le diamètre de la cavité nucléaire paraît s'accroître durant cette étape de la prophase. Mais cela n'explique pas la disposition dont nous parlons; les chromosomes devraient au contraire, semble-t-il, se répandre plus à l'aise dans une cavité nucléaire agrandie. On pourrait ensuite penser que ce rapprochement assez étroit entre chromosomes et nucléole favorise une coopération de ce dernier à l'édification définitive des chromosomes; mais il serait très difficile de l'affirmer ou de le nier. Nous croyons plutôt que le stade des FIG. **1** et **2** représente le premier début de la réunion des chromosomes vers le plan équatorial, en vue de la métaphase prochaine. Il est vrai qu'ailleurs, dans les objets, assez peu nombreux, qu'on a étudiés à ce point de vue, le refoulement des chromosomes vers la région de la plaque équatoriale future ne se manifeste que parallèlement à la différenciation croissante de l'organisation fusoriale, tandis que dans le *Crepis virens*, le groupement dont nous parlons se manifeste avant l'apparition de l'ébauche fusoriale. Mais si, dans les plantes, ainsi qu'il résulte d'observations encore inédites de M. GRÉGOIRE et de son élève, R. DEVISÉ, le suc nucléaire fournit directement ou indirectement une large part de la substance fusoriale, le contraste que nous venons de mentionner pourrait s'expliquer. Il faudrait, en tout cas, pour élucider cette question, étudier la formation du fuseau dans le *Crepis*. Notre matériel ne nous a pas permis de nous arrêter à ce point.

Au moment où les chromosomes vont entrer en métaphase, ils se sont encore raccourcis. Dans les vues polaires de plaque équatoriale, ils sont toujours au nombre de six; des très nombreux noyaux complets que nous avons observés à ce stade dans plusieurs racines, aucun ne comprend un nombre de chromosomes supérieur ou inférieur à six, FIG. **3** à **6**.

Nous insistons sur cette constatation. Elle s'ajoute aux observations très étendues et très précises que Melle LUTZ a publiées (12) et publiera bientôt encore sur diverses formes d'*Œnothera* et qui, contre la loi de la « variabilité du nombre des chromosomes » formulée par DELLA VALLE (11 et 12), maintiennent la loi de la « constance du nombre des chromosomes ».

Les chromosomes métaphasiques sont de différentes grandeurs, ainsi

que ROSENBERG (09) et BEER (12) l'ont décrit : assez souvent deux se distinguent par leur plus grande longueur, deux sont assez petits, les deux autres ont une longueur moyenne, FIG. 3, 4, 8. Bien que les noyaux ne montrent pas tous des différences aussi accentuées, FIG. 5, 6, néanmoins la distinction entre les longueurs extrêmes est toujours bien marquée.

Les six chromosomes ne présentent entre eux aucun rapport constant de position et ne se trouvent pas régulièrement groupés par paires; ils plongent à différentes profondeurs et les deux chromosomes de même taille se trouvent d'ordinaire séparés l'un de l'autre, FIG. 3 et 6. Il arrive cependant qu'on trouve les deux chromosomes de même longueur plus ou moins rapprochés l'un de l'autre, FIG. 5.

Dans le matériel fixé par la liqueur de BOUIN, les chromosomes de la fin de la prophase ont la forme de rubans homogènes, uniformément colorés, à bords plus ou moins lisses; on peut toutefois, dans plusieurs d'entre eux, distinguer, soit aux extrémités, soit même dans les parties médianes, la présence de deux moitiés longitudinales, FIG. 1 à 6. Nous verrons plus loin que le clivage longitudinal s'est manifesté à un stade plus précoce. D'autre part la comparaison des FIG. 5 et 6, provenant d'un matériel fixé par le réactif de BOUIN, avec les FIG. 7 et 8, provenant de racines fixées par la liqueur de BENDA, montre que si les fentes longitudinales n'apparaissent pas plus clairement dans les premières, cela est dû, ainsi que SHARP l'a montré (13) pour le *Vicia*, au gonflement que produit, dans les chromosomes, l'acide acétique. Peut-être aussi faut-il admettre que, dans la liqueur de BENDA, les chromosomes-filles se contractent et s'amincissent, FIG. 7 et 8, ce qui accentuerait leur écartement.

Métaphase.

Les chromosomes s'insèrent à l'équateur souvent par une de leurs extrémités, parfois par leur milieu ou en un autre endroit, FIG. 7, 9, 10, 11. Les mêmes figures montrent que les parties libres des chromosomes sont dirigées vers l'un ou l'autre pôle du fuseau ou suivant le plan de l'équateur.

Le point principal et que l'on peut établir ici sûrement, grâce précisément au petit nombre des chromosomes, c'est que chacun de ceux-ci se montre, au moins par un endroit de son corps, bien nettement situé à l'équateur, les portions insérées constituant une vraie plaque équatoriale, FIG. 7, 8 et 9. Chaque chromosome montre une fente longitudinale, FIG. 7, 8, mais il faut remarquer encore qu'elle apparaît moins nettement dans le matériel

fourni par la méthode de Bouin, fig. 9. Ce n'est qu'à un stade plus avancé, se rattachant déjà à l'anaphase, que la distinction apparait plus clairement entre les moitiés longitudinales, dans le matériel traité par le Bouin, fig. 10 et 11.

Il est clair que dans chaque chromosome, les deux chromosomes-filles se trouvent, en leur point d'insertion, rattachés chacun à un pôle, fig. 7, mais cela apparaît mieux encore un peu plus tard, dès le début de l'anaphase.

Cela est conforme à ce que Grégoire (12) et Sharp (13) ont plus nettement encore observé dans d'autres plantes et s'oppose à la description de Lundegård (12 *c*), d'après laquelle l'anaphase pourrait se réaliser sans qu'intervienne, au préalable, la « superposition » des chromosomes-filles en leur point d'insertion.

Anaphase.

L'écartement dicentrique des chromosomes-filles commence dans la partie insérée à l'équateur, fig. 10 et 11 [1], quelle que soit la position de la partie libre. Ici encore, l'avantage du *Crepis virens* est que l'on peut toujours distinguer les six chromosomes.

Les fig. 12 à 14 [2] représentent les stades successifs de l'anaphase. La simple inspection des figures prouve que c'est toujours une moitié longitudinale de chaque chromosome qui s'achemine vers l'un des pôles et la moitié correspondante vers l'autre pôle, de manière que les six bâtonnets, qu'on observe de chaque côté de l'équateur, représentent chacun une moitié longitudinale d'un chromosome prophasique.

Les figures montrent aussi que les deux moitiés longitudinales d'un même chromosome peuvent rester unies par un bout, longtemps après que les endroits, qui ont été insérés à l'équateur, se sont écartés, fig. 13; mais tôt ou tard elles se séparent complètement et leur forme, ainsi que leur position symétrique encore à la fin de l'anaphase, indiquent leur origine commune, fig. 14. Dans toutes ces figures, on voit aussi qu'aucune de ces moitiés longitudinales ne montre le moindre indice d'une fente ou d'une subdivision. Au contraire, même à la fin de l'anaphase, fig. 14, 15, leur forme est identique à celle qu'elles avaient au début de leur séparation.

[1] Dans la fig. 10, le chromosome-fille qui se trouve dessiné en dehors de la cellule se rattache à celui qui est isolé au milieu de la plaque équatoriale.

[2] Les fig. 12 et 13 doivent se compléter par les chromosomes que nous avons dessinés en dehors des cellules.

Les figures d'anaphase montrent, aussi clairement que les vues de métaphase, les dimensions diverses des chromosomes, FIG. 14 et 15. On n'y remarque pas non plus un appariement régulier entre chromosomes de même dimension.

La métaphase et l'anaphase se déroulent donc dans le *Crepis virens* d'après le schéma classique. Celui-ci y apparait avec évidence.

Ajoutons d'ailleurs une remarque déjà faite par GRÉGOIRE (12) : c'est que, si le schéma classique devait, pour le *Crepis*, être remplacé par l'hypothèse de DEHORNE, il faudrait admettre que dans cette espèce le nombre diploïde est impair — trois —, ce qui ne serait compatible qu'avec la présence d'un hétérochromosome.

CHAPITRE II.

Télophase et prophase dans le Crepis virens.

Télophase.

A la fin de l'anaphase, les chromosomes-filles arrivent à se trouver groupés en un vrai tassement polaire, FIG. 16. On y reconnait encore certains chromosomes, surtout par les extrémités, qui ressortent sur la masse compacte. Même pendant le tassement polaire, le corps des chromosomes reste encore longtemps homogène, ne montrant aucun signe de transformation.

Le *Crepis virens* n'est pas un sujet spécialement favorable pour l'étude des phénomènes télophasiques. Néanmoins il nous a donné quelques figures intéressantes. Il faut d'ailleurs, en étudiant les aspects, tenir compte des fixateurs qui les ont fournis.

Dans les racines fixées par le BOUIN, les chromosomes télophasiques montrent un creusement très irrégulier, qui leur donne des contours sinueux et comme déchiquetés, FIG. 17. Au contraire, après la fixation par le FLEMMING, chaque chromosome apparaît comme une bande nettement alvéolisée, FIG. 18; la partie chromatique en plusieurs endroits est repoussée vers l'extérieur et présente une foule de protubérances; certaines lamelles rejoignent le bord gauche au bord droit, soit à la face supérieure du ruban, soit à son intérieur, soit à sa face inférieure.

Nous n'avons pas retrouvé la spirale chromatique régulière que décrit

dès ce stade Bonnevie (08), reprenant et schématisant une interprétation proposée autrefois, d'une façon plus objective, par Janssens. Au contraire, l'aspect de chaque chromosome se rapproche plutôt, à première vue, d'une bande irrégulièrement clivée en long, ainsi que l'ont décrit entre autres, pour les plantes, Lundegård (10), Dehorne (12), Beer (12), von Schustow (13). Mais nous verrons à propos de la prophase que les phénomènes n'ont pas cette dernière signification. Nous reviendrons alors aussi sur la question de la spirale. En ce moment donc, c'est au type de chromosome alvéolisé, tel que Grégoire l'a décrit dans le *Trillium* et l'*Allium*, que les chromosomes de *Crepis virens* se rattachent.

Dans la suite, l'alvéolisation s'accentue, les alvéoles grandissent, les lamelles de chromatine se distendent, et quand le réseau nucléaire est déjà formé, on peut y suivre encore les lignes maîtresses des bandes spongieuses télophasiques, fig. **21**. Cette structure trahit son origine véritable : une juxtaposition de réseaux chromosomiques, qui s'anastomosent entre eux en plusieurs endroits.

Dans plusieurs autres racines, surtout celles qui ont été fixées par le Bouin, nous ne pouvons pas suivre si bien cette alvéolisation individuelle. A un stade un peu avancé de la télophase, on voit toujours une masse irrégulière plus compacte de chromatine, fig. **19**, **20**; de cette masse ressortent quelques tractus chromatiques parfois creusés à l'intérieur, parfois homogènes dans leurs parties axiales, mais plus minces que les chromosomes-filles et présentant des bords déchirés : on dirait que dans le chromosome, la substance est rongée plutôt par l'extérieur que creusée par l'intérieur.

Plus la télophase avance, plus on voit la masse centrale s'arrondir en nucléole, les tractus qui en rayonnent diminuant de colorabilité et de grandeur. Le noyau au repos dans la zone méristématique de *Crepis virens* montre toujours un très grand nucléole central, plongeant sans vacuole périnucléolaire dans un réseau peu fourni et très achromatique, fig. **61**.

Prophase.

Le premier début de la prophase se trahit par un éclaircissement du fond nucléaire, sur lequel tranche maintenant un peu mieux un réseau encore achromatique, mais dans lequel les lamelles ou filaments se marquent davantage, tandis que certains nœuds reprennent graduellement la colorabilité, fig. **22**. Le fond du noyau, à mesure que la prophase avance, s'éclaircit encore, jusqu'à être bientôt tout à fait transparent.

Dans la formation ultérieure des chromosomes, il semble, à première vue, qu'il faudrait distinguer les deux types que Grégoire a décrits dans l'*Allium* et que Nemec (10) et Digby (11) ont admis pour diverses plantes. Nous décrirons d'abord ces deux types, comme s'ils étaient tout à fait réels.

Dans un premier type, on voit d'abord se dessiner sur le réseau incolore certains traits irréguliers et assez gros, souvent en relation avec le nucléole, fig. 22. Bientôt tout le noyau apparaît rempli de bandes spongieuses très grossières, parfois reliées entre elles par certaines anastomoses, fig. 23, 24. Ces bandes se condensent ensuite, tout en conservant leurs dimensions et deviennent des rubans plus ou moins irréguliers, fig. 33, qui, en égalisant leurs contours, prennent la forme de chromosomes définitifs, fig. 34.

Dans un second type, les bandes primitives, fig. 23, donnent naissance à des filaments très fins et très longs, montrant au début une colorabilité encore capricieuse et présentant une forme en zigzag irrégulière, fig. 26 à 30. Par une concentration graduelle, ces rubans en zigzag se régularisent progressivement, fig. 31, pour aboutir à la même forme que les chromosomes du premier type. Beer (12) distingue aussi, dans le *Crepis virens*, les deux types que nous venons de décrire, avec cette différence toutefois que, dans le premier type, il admet que la bande primitive est réellement, dès le début, composée de deux moitiés longitudinales et qu'elle garde cette constitution durant toute la prophase.

Ces deux types sont-ils réels, ou pour mieux préciser la question, le type à longs filaments minces zigzagants étant certainement authentique, puisque des réactifs ne sauraient produire cet aspect et que d'ailleurs c'est dans de pareils filaments que nous allons voir se dessiner le clivage longitudinal, faut-il admettre aussi la réalité du type « à concentration rapide », c'est-à-dire du type où le passage serait direct des bandes primitives à des rubans déjà assez épais? Ou bien, faut-il penser que le passage par la formation de longs filaments minces zigzagants représente un stade nécessaire? Dans cette seconde hypothèse, on devrait admettre que les aspects des bandes à concentration rapide, fig. 24, 33, sont dûs à une confluence et à un gonflement, produits par l'influence des réactifs, dans des bandes spongieuses, destinées encore à donner des filaments minces zigzagants. Le fait que les aspects de notre premier type apparaissent surtout dans les couches intérieures de la racine, tend à montrer que l'interprétation que nous venons de donner en dernier lieu est la vraie; c'est d'ailleurs celle à laquelle est arrivé L. Sharp (13) pour un matériel plus propice à la comparaison des couches successives, les racines de *Vicia faba*.

Nous n'avons pas pu analyser les transformations par lesquelles les bandes donnent naissance aux filaments minces zigzagants : il n'y a pas de doute, si l'on examine la FIG. **26**, que les phénomènes ne soient ici identiques à ceux que GRÉGOIRE a décrits pour l'*Allium* et que d'autres auteurs, NEMEC (10) et surtout SHARP (13), ont ensuite retrouvés. Une chose en tout cas est certaine, c'est que les filaments zigzagants sont d'abord indivis dans leur épaisseur. Et cela nous permet de revenir sur l'interprétation des structures chromosomiques à la télophase et durant le repos. Puisque les filaments spiralés de la prophase proviennent de bandes prophasiques, on ne peut donc pas admettre avec BONNEVIE que le réseau chromosomique s'est, à la télophase, reconstitué à l'aide de filaments spiralés réguliers et sur ce point les enseignements de la prophase renforcent ceux de la télophase.

D'autre part, puisque les bandes prophasiques — du moins souvent, sinon toujours — donnent naissance à des filaments zigzagants minces et indivis dans leur épaisseur, on ne peut pas non plus considérer le creusement des bandes prophasiques et des bandes télophasiques, comme représentant l'ébauche de la division longitudinale. Nous renvoyons pour ce point à la note récente de GRÉGOIRE (13) et au travail de L. SHARP (13). BEER (12) admet d'ailleurs, lui aussi, que, dans certains cas, les chromosomes se produisent sous la forme de filaments minces indivis.

La fente longitudinale, nous l'avons déjà indiqué, se manifeste dès le stade de filaments minces, FIG. **29** [1]. Il est impossible d'y voir, avec MÜLLER (12), un clivage régulier de chromomères. Les FIG. **26** et **27** montrent seules ce qu'on pourrait prendre, à un examen superficiel, pour des corpuscules chromatiques. Il est clair qu'il ne s'agit là que de renflements irréguliers du filament, résultant précisément de son origine par concentration d'une bande spongieuse. BEER (12) n'a pas non plus trouvé de chromomères dans les chromosomes somatiques.

La fente longitudinale, naissant d'abord sous l'aspect d'une alvéolisation plus ou moins irrégulière, FIG. **29**, devient ensuite plus régulière, FIG. **31***a* et *b*, **32**, **34**, **35**, et contrairement à ce que pense BONNEVIE, se maintient à travers la fin de la prophase, FIG. **1** et **2**, jusqu'à la métaphase, FIG. **3** à **10**. Nous rappelons d'ailleurs que nos FIG. **1** et **2** proviennent d'un matériel fixé par la liqueur de BOUIN. Il est certain que les fentes apparaitraient plus

[1] Dans les chromosomes de la partie supérieure de la figure. Les fentes ont été un peu oblitérées dans la reproduction.

nettement dans des préparations issues d'un matériel fixé par un liquide contenant moins d'acide acétique.

Il nous reste à traiter un dernier point concernant la prophase dans le *Crepis virens*. Le nombre peu élevé des chromosomes et les dimensions assez restreintes des cellules (ce qui permet d'observer de nombreux noyaux non entamés par le rasoir) nous ont engagé à étudier spécialement la question *du spirème prophasique*. Dès le moment où les filaments minces apparaissent, FIG. 28, 29, nous pouvons compter six unités distinctes. Il n'y a donc pas ici de filament continu et nous pensons que, sur ce point, le *Crepis* est un des cas les plus clairs qui puissent être dans les végétaux. BEER (12) a déjà fait la même observation. Même au stade de bandes spongieuses, bien qu'il soit impossible, par la nature même du stade, de délimiter six formations distinctes, on peut déjà néanmoins reconnaître des extrémités libres. Dans le *Crepis virens* par conséquent, du réseau nucléaire se dégagent dès le début six unités chromosomiques indépendantes.

CHAPITRE III.

Le nucléole dans le Lupinus albus.

Nous n'avons étudié le nucléole que dans le *Lupinus albus*. Les noyaux n'en contiennent qu'un seul, quelque soit le tissu de la racine envisagé. Dans les cellules du méristème, il apparaît bien rond si la cellule est carrée, et au contraire souvent allongé dans les cellules rectangulaires. Il se montre comme un corps chromatique très dense, peu creusé de vacuoles, dans le méristème actif, mais de plus en plus vacuolisé, à mesure que les cellules se trouvent éloignées de la pointe. Nous verrons au chapitre suivant que les dimensions du nucléole diminuent graduellement dans la coiffe et dans la région sous-méristématique.

Le point que nous voulons étudier dans ce chapitre est de savoir s'il existe des relations entre le nucléole et les chromosomes. Si nous n'avons pas pu élucider pleinement cette question, nous pensons du moins avoir observé certains faits qui nous rapprochent de la solution.

Après le tassement polaire, FIG. 36, 37, les chromosomes s'écartent les uns des autres, tout en demeurant réunis entre eux par des anastomoses, FIG. 38, 39. Ces aspects apparaissent surtout dans les cellules du centre du périblème. Dans le dermatogène et dans les couches extérieures du péri-

blème, les noyaux sont plus petits; de plus, ils sont, dès la télophase, comme remplis d'une substance homogène qui englobe les chromosomes. Ceux-ci paraissent moins nettement rattachés les uns aux autres par des anastomoses. Il y a là une différence importante qui est due évidemment à l'influence des réactifs, s'exerçant différemment d'après la profondeur des tissus envisagés. Mais en ce qui concerne la question du nucléole, nous pouvons faire notre étude d'après les noyaux du périblème, où la structure chromosomique, soit naturellement, soit en partie à cause de l'action des fixateurs, apparaît plus claire.

Les FIG. **39** à **52** nous montrent différents aspects de la substance nucléolaire : celle-ci, contrairement à ce qui se passe dans le *Solanum* et le *Phaseolus* d'après MARTINS MANO (04), n'apparait pas régulièrement en petites gouttelettes indépendantes des chromosomes; elle se montre ici sous forme de petites masses de grandeur diverse, qui, au moment de leur apparition, se trouvent presque toujours en contact intime avec le réseau grossier des chromosomes, FIG. **40**, **41**, **43**. Ces amas n'ont d'ailleurs aucune forme régulière; sur les côtés par où ils ne sont pas en contact avec les chromosomes, ils possèdent des contours plus ou moins arrondis.

Ce que nous venons de dire est déjà connu dans plusieurs objets, mais voici une chose nouvelle très importante : dans toutes les cellules à ce stade, *les amas nucléolaires se correspondent parfaitement d'un noyau-fille à l'autre*, par leurs formes, leurs dimensions, leur localisation. Rarement on ne rencontre qu'une seule masse nucléolaire, FIG. **41**, **42**, **44**, **49**; elle présente alors dans les deux noyaux-sœurs une égale dimension et une même situation; les FIG. **41**, **42**, **44** sont surtout frappantes à cet égard. Plus souvent, il y a deux ou plusieurs de ces masses. Le cas de deux est assez fréquent : elles peuvent être indépendantes, FIG. **45**, ou reliées entre elles, FIG. **43**; les deux peuvent avoir sensiblement les mêmes dimensions, FIG. **45**, ou bien il y a un amas plus grand, un autre plus petit, FIG. **50**. Dans tous les cas les nucléoles se correspondent d'un noyau à l'autre. Les amas semblent d'ailleurs souvent composés de plusieurs grumeaux plus petits, qui présentent chacun une portion périphérique arrondie. Le type à trois nucléoles, ou plus encore, est particulièrement intéressant, FIG. **39**, **47**, **48**, **50**, **51** : la FIG. **39** montre, dans chaque noyau, trois très petits nucléoles, symétriques d'un noyau à l'autre; la FIG. **47** montre une parfaite symétrie entre les noyaux-filles, mais pour trois nucléoles volumineux; dans la FIG. **48**, chaque noyau contient trois nucléoles soudés et, outre cela, un petit

amas nucléolaire; la correspondance entre les noyaux-filles y est frappante. Elle est plus remarquable encore dans la FIG. 51, chaque noyau-fille contenant un gros amas nucléolaire d'un côté, et de l'autre, deux petits nucléoles.

On voit donc que, bien que la *distribution* des divers amas nucléolaires, de même que leurs *formes* et leurs *dimensions* présentent la plus grande variété, néanmoins la symétrie des deux noyaux-sœurs à l'égard de ces différents caractères est généralement telle que, si on repliait l'une sur l'autre les deux cellules-filles, en se servant de la plaque cellulaire comme d'une charnière, chacune des masses nucléolaires de l'un des deux noyaux couvrirait assez exactement une masse correspondante de l'autre noyau. La symétrie est surtout frappante lorsque les masses nucléolaires sont dans chaque noyau de dimensions fort inégales, ou encore lorsque des masses voisines présentent entre elles des connexions.

Dans la suite, ces amas nucléolaires s'affranchissent de plus en plus des liens qui les unissent aux restes des chromosomes; ils se réunissent en une seule masse centrale, FIG. 52, qui s'arrondit graduellement, tandis que les restes des chromosomes, en s'étirant et s'anastomosant davantage, forment le réseau. Tel est au moins l'aspect de ces stades dans les coupes où le nucléole au repos plonge dans une vacuole; celle-ci apparaît à mesure que les masses nucléolaires confluent les unes avec les autres.

Sur les bords des racines au contraire, où les noyaux au repos sont dépourvus de vacuole périnucléolaire, les noyaux télophasiques en formation paraissent ne contenir d'ordinaire dès le début qu'un seul amas nucléolaire de forme irrégulière en connexion avec les restes chromosomiques. Seulement les grumeaux, qui y représentent les chromosomes en transformation, sont d'ordinaire plus grands que les chromosomes eux-mêmes et en très petit nombre, en sorte qu'il se pourrait qu'ils fussent en réalité composés eux aussi en partie de matière nucléolaire, FIG. 53. Comme nous l'avons déjà dit, toutes ces masses plongent dans une substance homogène très dense.

Le repos n'offre rien de particulier en ce qui touche le nucléole.

Pendant la prophase, sur les bords des racines, la proximité du nucléole et des chromosomes en formation, dans un noyau relativement petit, donne une figure très noire, mais peu nette, où il est très difficile d'étudier les rapports entre ces éléments. Dans les noyaux plus volumineux, à vacuole périnucléolaire, nous voyons le nucléole central toujours très noir pendant la prophase, le plus souvent sans connexion avec les chromosomes en for-

mation, parfois rattaché à un petit nombre d'entre eux, FIG. 54, 55, comme MARTINS MANO (04) l'a décrit pour *Sola num tuberosum*. Les chromosomes se trouvent en dehors du nucléole, tout au plus quelques-uns sont-ils attachés à ce dernier, mais en tout cas, il est clair que le nucléole ne se décompose pas en des chromosomes. Il se conserve aussi longtemps que la membrane nucléaire reste intacte, mais une fois que le fuseau en formation envahit la vacuole nucléaire, on voit le paquet des chromosomes plus ou moins achevés, ramassé sur le nucléole; souvent celui-ci a perdu alors ses contours arrondis et paraît, dans certaines préparations, un peu moins coloré qu'au repos, plus vacuolisé et en contact intime avec les chromosomes.

D'ordinaire on voit à la métaphase, attachées aux chromosomes de la plaque équatoriale, deux masses nucléolaires, qui, prises ensemble, composent, dirait-on, un volume à peu près égal au volume du nucléole dans les noyaux au repos. Ces masses se présentent sous la forme de deux gouttelettes arrondies, prolongées par une queue moins dense, qui les rattache aux chromosomes, — les véritables ballons décrits et figurés par MARTINS MANO (04), — ou bien elles sont plus irrégulières, mais toujours en relation avec les chromosomes, FIG. 56. Dans les coupes assez décolorées, on les voit plus pâles que les chromosomes. La grande masse est souvent vacuolisée fortement, FIG. 56. A un stade plus avancé, on voit souvent deux corpuscules arrondis logés sur le fuseau près des deux pôles; plus tard on les voit expulsés totalement de la figure achromatique. Ils persistent souvent dans le protoplasme avec cette même forme et très bien colorés pendant l'anaphase, FIG. 37; même on les rencontre parfois encore à la télophase. Nous n'avons jamais vu qu'ils fussent repris, ainsi que l'admettait ZIMMERMANN (96), par le jeune noyau en formation.

Plusieurs figures de métaphase et d'anaphase — parfois de télophase — présentent dans tout le protoplasme des granules bien ronds, relativement petits, indépendants du réseau, se colorant fortement, FIG. 36, 37, 43, 46. Ces granules ne proviennent vraisemblablement pas du nucléole, car sinon, on devrait les rencontrer dans toutes les cellules, où d'autre part on ne voit plus les restes des « ballons » nucléolaires; de plus on les trouve souvent en même temps que les deux masses nucléolaires, celles-ci ne présentant pas des dimensions si diminuées qu'on puisse dire qu'elles aient donné naissance à tous ces granules. Enfin on ne voit jamais ces granules se dégager des deux restes du nucléole ou ramassés autour d'eux; ils sont distribués dans tout le protoplasme sans connexion avec les restes nucléolaires. Nous

n'avons pu établir aucune relation entre la nature des tissus et la présence de ces granules. Remarquons que certaines files de cellules — souvent les plus internes du périblème — montrent dans leur protoplasme, même pendant le repos, des granulations semblables et très abondantes. Il en est de même de certaines grandes cellules du plérôme.

Tels sont les faits que nous avons observés au sujet du nucléole. Ils nous autorisent à faire quelques considérations sur la signification de ce corps, l'une des énigmes de la cytologie.

1. Les nucléoles naissent, au moins généralement, en contact avec les chromosomes-filles. Ce fait, connu depuis longtemps, tend certainement à prouver qu'il existe quelque relation d'origine entre le nucléole et les chromosomes télophasiques, mais ne suffit cependant pas pour l'affirmer sans plus.

2. C'est le fait nouveau de la correspondance symétrique des nucléoles naissants, d'un noyau-fille à l'autre, qui va nous permettre de pénétrer plus avant dans le problème du nucléole. Il nous révèle une donnée qui nous paraît fondamentale, à savoir que ce sont les chromosomes qui règlent l'emplacement et les dimensions des masses nucléolaires. En effet, il est clair que les caractères de localisation et de taille, dans les nucléoles, obéissent à une organisation qui est commune aux deux noyaux-filles. Or, ceux-ci ne recevant aucun autre élément figuré que les chromosomes, ces derniers peuvent seuls créer entre les deux noyaux des correspondances d'organisation; les études si ingénieuses de Boveri (09) sur l'organisation nucléaire des blastomères de l'*Ascaris* nous ont d'ailleurs donné le secret de semblable symétrie en montrant que les divers types d'orientation des anses nucléaires télophasiques sont communs aux deux noyaux-sœurs et répètent, dans des proportions numériques correspondantes, les divers types de distribution métaphasique des anses-mères.

Il semble donc évident que la répartition et les dimensions des masses nucléolaires sont liées à une répartition des chromosomes-filles et que c'est dans ceux-ci qu'il faut chercher la raison pourquoi deux noyaux-sœurs montrent une masse nucléolaire unique, tandisque d'autres paires de noyaux montrent une masse volumineuse associée à une masse plus petite et ainsi de suite pour les divers types que nous avons décrits plus haut.

3. Pour expliquer la répartition des masses nucléolaires en relation avec celle des chromosomes, on pourrait admettre d'abord que la substance nucléolaire, naissant indépendamment des chromosomes, est attirée ensuite

par ceux-ci. Le groupement des chromosomes à la métaphase serait tel que, dans les noyaux en reconstitution, les chromosomes-filles se trouvent, en certains points, plus ou moins étroitement rapprochés, donnant naissance ainsi à des amas plus ou moins considérables suivant le nombre de chromosomes-filles qui demeurent en contact, et, entre ces amas de chromosomes-filles et la substance nucléolaire en formation, il y aurait une attraction; il serait donc assez naturel que la substance nucléolaire s'accumulât dans une mesure proportionnelle à l'importance de l'amas de chromosomes qui l'attire. Cela expliquerait les dimensions diverses des nucléoles et leur répartition.

Il semble évident que la symétrie dans la localisation et les dimensions des masses nucléolaires doit s'expliquer par la symétrie des deux noyaux-filles à l'égard du groupement des chromosomes dans chacun d'eux; mais il nous parait que c'est trop demander à une attraction, d'ailleurs gratuitement affirmée, entre chromosomes et matière nucléolaire, que de lui faire réaliser cette parfaite symétrie que nous constatons. D'ailleurs les cas où les globules nucléolaires apparaissent au début indépendants de la trame chromosomique et le demeurent ensuite, permettent d'induire qu'il n'y a pas entre les chromosomes et la matière nucléolaire l'attraction que l'on supposerait. Dans notre objet lui-même, la substance nucléolaire se dégage bientôt des chromosomes. Pour expliquer la symétrie dont nous parlons, il faut donc admettre une relation plus intime entre chromosomes et matière nucléolaire; cette relation ne peut être qu'une relation de cause à effet, c'est-à-dire que la matière nucléolaire est due, d'une façon et dans une mesure qu'il reste à définir, à l'action des chromosomes eux-mêmes.

4. Comment les chromosomes interviennent-ils dans la production des nucléoles? Faut-il d'abord admettre que certains chromosomes entrent tout entiers dans la composition du nucléole? Martins Mano (04) a déjà montré le contraire contre Wager (03), pour *Solanum* et *Phaseolus*, et son interprétation a été confirmée par Strasburger (05) et Lundegård (12). Il est clair aussi, dans le *Lupinus*, que les chromosomes ne contribuent pas tous par leur fusion à former la masse nucléolaire comme Wager l'a pensé. Mais l'opinion de Georgevitch (08) et de Darling (09) est plus modérée : le nucléole serait simplement la réunion de deux ou trois chromosomes spéciaux, qui à la télophase s'isolent du reste des chromosomes et à la prophase se dégagent de nouveau pour compléter le nombre de chromosomes de l'espèce.

En ce qui concerne la télophase, il est peut-être difficile, dans le Lupin,

de démontrer parfaitement qu'une telle interprétation est erronée. Mais elle apparaît sûrement fausse pour la prophase, puisque le nucléole, nous l'avons vu, persiste jusqu'à la métaphase. Cela étant, nous sommes convaincu qu'il faut rejeter aussi pour la télophase l'opinion de GEORGEVITCH. Il ne peut y avoir entre chromosomes et nucléole, à la télophase comme à la prophase, qu'une relation de substance et non une identité morphologique.

Il ne semble pas non plus qu'on puisse admettre ici un simple va-et-vient de substance, comme si les chromosomes de la télophase cédaient une matière, qui serait destinée à être reprise, après le repos, par les chromosomes prophasiques en formation. Ceux-ci, en effet, nous l'avons vu, sont encore, à la métaphase, accompagnés de restes importants du nucléole. Même, en ce qui concerne la prophase, l'observation ne nous enseigne rien de précis sur des relations éventuelles entre chromosomes et nucléole. C'est pour la télophase que nos études nous apprennent du nouveau sur l'existence de pareilles relations.

Quelle est, à ce stade, l'intervention des chromosomes dans la production de la substance nucléolaire? S'agit-il d'une simple dissociation, les chromosomes abandonnant une substance qu'ils auraient jusque-là contenue toute faite (procédé que JANSSENS (05 et 09) semble accepter pour l'origine des chromoplastes dans les Batraciens), ou bien la matière nucléolaire provient-elle d'une véritable sécrétion des chromosomes, ou enfin résulte-t-elle d'une collaboration entre les chromosomes et les substances où ils plongent, enchylème nucléaire ou enchylème protoplasmique? La question est très difficile à trancher. Mais, si nous devons la laisser sans solution, il nous suffira d'avoir montré qu'il y a entre le nucléole d'une part et d'autre part les chromosomes, — ou l'activité chromosomique, — une relation génétique. Peut-être d'ailleurs les expériences que nous allons rapporter éclaireront-elles le problème. Mais auparavant il faut relever encore deux points : si la substance nucléolaire est due aux chromosomes, comment se fait-il qu'elle ne se trouve en contact qu'avec certains chromosomes? Nous pensons que tous les chromosomes interviennent dans le phénomène, mais c'est seulement dans les endroits où plusieurs chromosomes se touchent que le dépôt nucléolaire prend, par là même, assez d'importance pour se manifester dès le début.

C'est ainsi aussi que nous expliquons un second point, à savoir comment il se fait que, dans beaucoup de cas, les nucléoles se montrent sans connexion avec les chromosomes. Cela est dû, pensons-nous, à ce que les

chromosomes y sont plus isolés les uns des autres, comme cela arrive, par exemple, dans les noyaux à chromosomes longs et larges.

A l'effet de nous renseigner sur les relations chimiques entre chromosomes et nucléole, nous avons essayé quelques-unes des réactions microchimiques indiquées par Nemec (10). Les racines de *Lupinus* ont été d'abord traitées par de l'eau qui venait de bouillir, puis fixées au Flemming ou au Bouin et colorées à l'hématoxyline. On y observe que les chromosomes de la métaphase ont été gonflés et dissous complètement, laissant des espaces incolores, entourés d'une gaine fine très noire. Les restes des nucléoles situés, à ce stade, sur la couronne équatoriale, sont au contraire préservés; ils apparaissent très noirs et constituent souvent deux masses irrégulières de part et d'autre de la couronne équatoriale. L'anaphase montre encore le même aspect, mais dès le tassement polaire et pendant le début de la télophase, le tableau change : on n'observe plus des « négatifs » chromosomiques gonflés; on voit un réseau très coloré à mailles fines et serrées, dont les travées ne sont pas si épaisses que le corps des chromosomes, tels qu'on les trouve dans les cellules non traitées par l'eau chaude. A un stade plus avancé de la télophase, on voit plusieurs grumeaux irréguliers assez grands, se correspondant dans les deux noyaux-filles — tout comme font les nucléoles dans les noyaux naturels — et à côté encore quelques grumeaux plus petits. Il est clair, nous semble-t-il, que les grumeaux plus développés correspondent aux nucléoles, tandis que le « réseau » correspond aux chromosomes.

On dirait donc que la substance qui, depuis le tassement polaire, résiste à l'action de l'eau bouillante et se colore ensuite, est la substance qui va constituer les nucléoles, qui eux aussi manifestent les mêmes propriétés. Comme, d'autre part, les chromosomes métaphasiques ne laissent pas, après l'action de l'eau bouillante, de résidu analogue à celui des chromosomes télophasiques, il semble que la substance nucléolaire provient d'une véritable transformation subie par les chromosomes à partir du tassement polaire. Nous ne voudrions pas cependant accorder une trop grande valeur à cette expérience. Ce qu'elle semble bien établir, en tout cas, c'est que dès le début de la télophase, il y a dans le réseau chromosomique une substance qui présente la même résistance et la même colorabilité que celle du nucléole.

Nous avons aussi soumis des racines à l'action de l'acide phosphorique, qui, d'après Nemec, a pour propriété de dissoudre la substance nucléolaire, tout en conservant les chromosomes. Nous avons vu, à la métaphase, les chromosomes bien conservés et nettement colorables, tandis que les « bal-

lons » nucléolaires apparaissaient comme vidés. Les figures qu'on obtient à la télophase sont, elles aussi, instructives. Au début, les figures sont à peu près identiques à celles que fournit la méthode à l'eau bouillante, mais le réseau colorable paraît plus ténu encore. Aux stades plus avancés, nous ne retrouvons plus les grumeaux volumineux correspondant aux nucléoles, mais nous observons des corpuscules qui représentent les prochromosomes. Il semble encore une fois que les chromosomes à la télophase se transforment pour produire une substance qui ne résiste pas à l'acide phosphorique et qui doit devenir le nucléole. Les images obtenues par la seconde méthode seraient en quelque sorte complémentaires de celles que fait naître la première.

En tout cas, ces réactions microchimiques, loin de la contredire, s'accordent avec l'hypothèse qui assigne aux nucléoles une origine au moins en partie chromosomique.

Chapitre IV.

Les prochromosomes dans Crepis virens, Crepis biennis et Lupinus albus.

A. DESCRIPTION DES FAITS.

I. Crepis virens.

Crepis virens, grâce à son nombre peu élevé de chromosomes, est un sujet favorable à l'étude des « prochromosomes ». Avant d'entamer la description de ces éléments, nous devons d'abord ajouter quelques mots au sujet du nucléole : celui-ci présente, en effet, dans les divers tissus d'une pointe de racine, différents degrés de développement qui sont en relation avec l'apparition des prochromosomes.

1. Dimensions du nucléole.

Dans les racines, les noyaux au repos ne montrent pas de vacuole périnucléolaire, quelque soit le fixateur employé (Flemming fort ou faible — Benda — Bouin). Le nucléole est toujours unique. Il est très grand dans les cellules du méristème actif, sous la région initiale, fig. **61**, **60***a*; dans la région où la division active cesse, il diminue graduellement de

couche en couche, FIG. 62*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, et il est bientôt réduit à une petite fraction de la grandeur qu'il possède dans le méristème, FIG. 64, 65. Dans les cellules de la coiffe aussi le nucléole est petit, surtout à la pointe extrême, FIG. 58, et dans les cellules qui recouvrent le dermatogène méristématique, FIG. 60*b*. Si du centre du méristème on marche vers la région sous-méristématique d'une part, vers la pointe de la coiffe d'autre part, on peut suivre, dans les deux sens, la diminution graduelle du nucléole. Dans les initiales elles-mêmes et les cellules voisines des initiales, les nucléoles sont plus petits que dans les cellules du méristème actif; ce degré de développement s'accorde bien avec la place occupée par les cellules initiales, à mi-chemin entre le centre méristématique et la pointe de la coiffe. On peut donc partager la racine, par rapport au développement du nucléole, en deux grandes sortes de régions : 1° le méristème proprement dit; 2° la région sous-méristématique d'un côté, et, de l'autre, les initiales et la coiffe.

Nos figures 60 et 62 montrent d'autre part que les dimensions du noyau entier ne sont pas les mêmes partout. Si on observe les noyaux dans la succession de couches que nous venons de décrire, leur diamètre présente une décroissance progressive, plus ou moins parallèle à celle que subit le nucléole.

Cette distinction de différentes régions dans la pointe de la racine, en ce qui concerne les dimensions du nucléole, est importante pour l'étude des prochromosomes, car un premier examen de nos préparations montre immédiatement que, dans le méristème actif, les noyaux au repos possèdent, à côté du grand nucléole, très peu d'éléments colorables, tandis que les noyaux sous-méristématiques et ceux de la coiffe montrent en dehors du petit nucléole de remarquables grumeaux chromatiques.

Avant d'entrer dans l'examen détaillé des divers types nucléaires, ajoutons que, dans tous les noyaux, on peut distinguer, à côté du nucléole, un réseau plus ou moins apparent : ce fond réticulé paraît plus foncé, plus gris dans les noyaux à petit nucléole; très clair, plus blanc dans les noyaux au repos à grand nucléole, FIG. 60, 61.

2. Les prochromosomes dans la coiffe.

Il faut distinguer, au point de vue actuel, plusieurs régions dans la coiffe même.

a. Dans les cellules *centrales*, situées au-dessus et au voisinage de la

région initiale, on discerne, sur le réseau nucléaire, quelques corps chromatiques ou prochromosomes aussi intensément colorés que le nucléole [1], FIG. 57*a*, *b*, *c*, *d*. Ces prochromosomes, tous plus petits que le nucléole, sont de dimensions fort diverses. Leur nombre aussi est variable, FIG. 57 ; d'ordinaire, dans ces cellules, — les plus jeunes de la coiffe, — leur nombre dépasse six et est donc supérieur au nombre diploïde. Une chose frappante, c'est que très souvent ces grumeaux sont logés d'un même côté du noyau, FIG. 57; parfois ils sont tellement amassés qu'on peut difficilement les compter, FIG. 57*c*, *d*. Dans presque tous les cas, ils sont fort voisins du nucléole et l'un ou l'autre semble parfois attaché au nucléole; jamais ils ne sont distribués à la périphérie du noyau. Quant à leur forme, elle est des plus irrégulière et extrêmement variable, tout comme leurs dimensions. D'ordinaire ces prochromosomes n'ont pas les contours bien arrondis; cela est en rapport avec un autre fait, sur lequel il faut insister, c'est que toujours ils sont en relation avec le réseau qui, comme nous l'avons dit, forme le fond du noyau ; ils n'apparaissent donc nullement comme des granules autonomes. Les plus petits semblent n'être que des nœuds du réseau, plus intensément colorés que le reste ; les plus grands possèdent parfois une forme assez sphérique ou ovale.

b. Les noyaux *adultes* de la coiffe, dont le nucléole est un peu moins développé que celui des noyaux jeunes, montrent généralement des prochromosomes plus grands que ceux des noyaux jeunes; les dimensions de ces prochromosomes sont cependant encore fort diverses, FIG. 58*a*, *b*, *c*, *d*. Leur nombre non plus n'est pas constant ; mais il oscille de plus près autour du nombre six, sans que toutefois l'on puisse dire que cette dernière valeur soit réalisée dans la généralité des cas. Leur groupement au voisinage du nucléole se maintient, FIG. 58*b*, *c*, *d*, mais ce n'est pas une règle absolue, FIG. 58*a*.

A partir d'un certain point, si on suit encore, sur le prolongement de l'axe du cône végétatif, les couches successives de la coiffe, on voit que, le nucléole continuant à décroître, le nombre des prochromosomes diminue lui aussi rapidement, FIG. 59, tandis que leurs dimensions, loin de s'amoindrir, augmentent plutôt et se rapprochent tout à fait de celles du nucléole en cet endroit. Il n'apparaît plus dans les vieilles cellules de la coiffe, à côté

(1) Nous donnerons provisoirement le nom de prochromosomes à ces formations, sans vouloir préjuger par là leur vraie nature.

du nucléole très petit, qu'un ou deux corpuscules, FIG. 59*a*, *b*, d'ordinaire en connexion avec lui ; même, dans les cellules extrêmes de la pointe, il ne subsiste souvent comme élément coloré qu'un seul petit point.

c. Dans les couches de la coiffe, *qui protègent les flancs du cône végétatif*, les prochromosomes sont toujours très nets, tellement que la présence de ces formations dans les noyaux en même temps que la diminution du nucléole indiquent avec certitude qu'une cellule donnée appartient à la coiffe, FIG. 60*b*, *c*, et non pas au dermatogène, dont les cellules sont, en ce niveau, dépourvues de prochromosomes et pourvues d'un grand nucléole, FIG. 60*a*.

La FIG. 60 est empruntée à la région où la coiffe se compose nettement, au contact du dermatogène, de deux assises. Le niveau où la coiffe commence à ne plus comprendre qu'une seule couche coïncide à peu près avec celui où, dans le dermatogène, le nucléole commence à diminuer de volume. Lorsque la coiffe possède deux couches, FIG. 60, la couche interne, FIG. 60*b*, peut très bien se ranger dans la catégorie des cellules jeunes de la coiffe, telles que nous les avons caractérisées plus haut : les noyaux montrent un nucléole assez développé, plus grand que dans les cellules jeunes qui se trouvent sur l'axe; à côté de ce nucléole il y a des prochromosomes plus petits, qui présentent les mêmes caractères que dans les cellules situées au-dessus des initiales. Les noyaux qui appartiennent à la couche extérieure, FIG. 60*c*, de même que ceux qui appartiennent à la couche unique de la coiffe, dans les niveaux inférieurs, montrent en général de gros prochromosomes, qui ressemblent à ceux des cellules vieilles de la pointe, mais sont en général plus fournis; cette disposition se maintient jusque dans les cellules du bord basal de la coiffe, qui ont encore conservé leur noyau.

On voit donc que, sur les flancs de la racine, les plus vieilles cellules ne montrent pas cette même réduction extrême de la matière chromatique que nous avons décrite dans les cellules de la pointe. Jusqu'aux dernières, elles conservent un amas de grumeaux bien développés, dans lequel on ne distingue plus ce qui est nucléole de ce qui est prochromosomes.

3. Les prochromosomes dans le méristème.

a. Nous avons déjà dit que, dans *la région initiale*, le nucléole est petit : ses dimensions sont à peine supérieures à celles du nucléole des jeunes cellules de coiffe. De même on y trouve des prochromosomes en tout analogues à ceux que nous avons décrits dans la coiffe jeune. En descendant

vers la base de la racine, on voit le nucléole augmenter rapidement, et déjà dans les dernières rangées de la région initiale, les noyaux au repos montrent très peu de chromatine en dehors du nucléole et peuvent se ranger, pour ce qui regarde les prochromosomes, dans la série des noyaux à grand nucléole, que nous allons décrire.

b. En plein méristème, l'aspect du repos est tout à fait différent de celui que présente la coiffe, FIG. 60*a*. La plupart des noyaux montrent, à côté du grand nucléole, un réseau régulier très fin, tranchant peu sur le fond clair du noyau et où l'on ne discerne aucune partie plus colorée; dans quelques-uns toutefois se dessinent quelques traits ou points noirs très irréguliers et qui sont toujours en connexion très intime avec le réseau, souvent aussi en contact avec le nucléole, FIG. 61*a*, *b*, *c*. Il faut remarquer que ces parties colorées sont beaucoup moins développées que dans la région initiale ou dans la coiffe jeune.

L'aspect que nous venons de décrire se présente dans des préparations qui sont différenciées à point pour les chromosomes et qui sont aussi les meilleures pour l'analyse des prochromosomes dans les régions où ceux-ci existent. Quand on examine, au contraire, une préparation encore trop colorée, le réseau y apparait bien noir; les nœuds y sont assez distincts et donnent à l'ensemble un aspect apparemment granuleux.

Ici encore nous retrouvons pour les points plus chromatiques, la répartition qui nous a frappé plus haut : ils se montrent souvent de préférence dans un même quartier du noyau, FIG. 61*b*, *c*.

Il est impossible de voir dans les noyaux qui nous occupent six masses bien tranchées, plus grandes que les granules nodaux. Il y a cependant dans le méristème certains noyaux qui montrent, à côté du nucléole intact, des tractus colorés plus développés, FIG. 22. Ces tractus, de forme allongée, sont d'ordinaire en relation avec le nucléole et parfois sont prolongés radiairement dans le réseau. Nous avons déjà vu que ces aspects marquent un premier début de prophase.

Ce type de grands noyaux où le nucléole possède le maximum de développement, tandis que le réseau ne présente que très peu ou point de tractus colorés, se maintient dans quelques couches du méristème, Il importe de noter que l'aspect des noyaux est le même dans les couches centrales, FIG. 61, et dans le dermatogène, FIG. 60*a*; il n'est donc pas dû aux réactifs ou du moins ce n'est pas l'intervention de ceux-ci qui peut expliquer que le réseau ne montre pas ici de prochromosomes aussi développés que dans les noyaux des autres régions.

c. Si nous suivons maintenant les couches méristématiques vers la base de la racine, nous arrivons dans la région sous-méristématique.

Ce qui frappe de prime abord, lorsque l'on passe de la première région à la seconde, c'est l'apparition graduelle de grumeaux chromatiques sur le réseau, *à mesure que le nucléole diminue*, FIG. 62*b*, *c*, *d*, *e*. On ne saurait tracer une limite précise entre la zone méristématique et la région où les prochromosomes apparaissent, mais une fois parvenu à quelque distance de la zone à grands nucléoles, on rencontre les prochromosomes dans toutes les cellules; le contraste entre la FIG. 61 et la FIG. 62 est frappant.

L'apparition de tractus chromatiques plus marqués sur le réseau nucléaire est un phénomène général, qui va s'accentuant rapidement, FIG. 62*b*, *c*, *d*, *e*, et 63*a*, *b*, *c*. Ces tractus correspondent aux véritables prochromosomes, tels que nous les avons décrits dans les cellules jeunes de la coiffe. L'irrégularité de leur forme et de leurs dimensions frappe au premier coup d'œil; ils apparaissent souvent moins arrondis que dans la coiffe, plus en connexion entre eux et avec le réseau. Il est d'ordinaire difficile de fixer exactement leur nombre : cette difficulté provient précisément des connexions que nous venons de mentionner; on ne saurait dire, en effet, quand on voit deux ou trois de ces corps alignés, s'ils forment une seule unité prochromosomique ou s'ils doivent être considérés comme des individus différents. En général leur nombre surpasse certainement six. Dans les noyaux où il y en a six, on ne peut pas distinguer trois groupes de deux, ayant des dimensions différentes qui correspondraient à celles des chromosomes. Jamais nous n'avons vu les prochromosomes clivés en deux ou montrant un arrangement deux par deux dans le noyau. Il arrive bien qu'un noyau, FIG. 63*b*, présente deux de ces corps parallèles l'un à l'autre; mais si on tient compte de l'ensemble de nos figures, on ne peut pas dire qu'on n'ait pas affaire, dans cette figure, à un cas fortuit. La tendance de ces formations à se montrer davantage dans un pôle du noyau se maintient ici comme partout ailleurs dans la racine.

En passant de la région méristématique à la région sous-méristématique, nous avons vu les prochromosomes se marquer de plus en plus, en même temps que le nucléole diminue. Si on continue à s'éloigner du méristème, on voit le nucléole diminuer encore, FIG. 64, 65; les prochromosomes, au contraire, gardent ou augmentent leurs dimensions. Cette règle n'est cependant pas générale : elle s'applique principalement aux cellules du dermatogène et du périblème, et même ici la réduction extrême des parties colorables que

nous avons décrite pour la pointe de la coiffe, ne se présente pas. Ces noyaux sont plutôt comparables à ceux des cellules de coiffe qui recouvrent le méristème sur les côtés. Plusieurs des cellules du plérôme gardent un nucléole très facile à distinguer des prochromosomes et cela même en pleine région de grand allongement. Quelques-unes des cellules centrales ont même un nucléole plus grand que les cellules de la région sous-méristématique, mais toutes conservent des prochromosomes fortement colorés, FIG. 66, et l'aspect général de ces noyaux reste le même que pour la région immédiatement sous-méristématique.

Pour résumer les principaux points de nos observations sur le *Crepis virens*, disons qu'il y a une distinction essentielle à faire entre le méristème proprement dit et, d'une part, la zone sous-méristématique, d'autre part, la coiffe. Les noyaux du méristème actif se caractérisent par un grand nucléole et l'absence de prochromosomes, ceux des autres régions par un petit nucléole et la présence de prochromosomes. Il y a même un parallélisme évident entre la diminution du nucléole et l'apparition des prochromosomes. Nous avons insisté aussi sur la tendance générale des noyaux à montrer les prochromosomes groupés dans une même région nucléaire, sur l'inconstance du nombre des prochromosomes, la variété de formes et de dimensions qu'ils présentent, enfin, leur connexion avec le réseau et leur tassement sur le nucléole.

Nos observations ne concordent ni avec celles de ROSENBERG (09) qui trouve six prochromosomes dans le *Crepis virens*, ni avec celles de BEER (12) qui, dans la même plante, ne rencontre pas de formations prochromosomiques.

II. Crepis biennis.

Dans cette plante le nombre diploïde est certainement supérieur à douze; nous n'avons pas pu le déterminer d'une manière tout à fait précise. Le *Crepis biennis* présente la particularité de posséder une abondante matière nucléolaire. Au point de vue de la répartition de celle-ci, on retrouve, dans la racine de cette plante, les mêmes régions que dans *Crepis virens*. Dans le méristème, les cellules montrent toujours deux ou trois masses nucléolaires, non pas arrondies et indépendantes les unes des autres, mais de formes irrégulières et bizarres, ordinairement en connexion entre elles dans l'un ou l'autre plan du noyau, FIG. 67.

Près des cellules initiales, le nucléole est représenté par plusieurs

petites masses plus arrondies, indépendantes, en nombre variable, souvent cinq, six, parfois davantage, FIG. 68. Il faut remarquer que toujours dans le méristème, les parties nucléolaires sont entourées d'une vacuole claire, produite par les réactifs.

La même fragmentation du nucléole se retrouve dans la coiffe, où chacun des petits nucléoles diminue graduellement de taille. Le même phénomène marque le passage du méristème à la région sous-méristématique et à la zone de grand allongement.

Quant aux prochromosomes, nos figures sont claires. Dans le méristème, FIG. 67, on n'observe aucun corps chromatique sur le réseau. Les noyaux de la coiffe, FIG. 69, et de la région sous-méristématique, FIG. 70, en montrent un grand nombre. Remarquons que dans le voisinage des initiales, FIG. 68, il n'y a pas encore trace de prochromosomes. Dans les noyaux de la coiffe, l'on ne distingue pas nettement les nucléoles d'avec les prochromosomes, FIG. 69. La distinction est plus aisée dans la zone de grand allongement, FIG. 70 ; quelques-uns des corps chromatiques plongent en effet dans une vacuole assez nette, tandis que les autres sont en connexion avec le réseau. Les premiers sont des nucléoles, les seconds des prochromosomes.

Dans la coiffe, les parties chromatiques du noyau — nucléoles aussi bien que prochromosomes — diminuent rapidement de dimensions, par opposition à la région sous-méristématique, où l'on trouve ces corps toujours plus grands.

Ici non plus, on ne saurait établir de rapport constant entre le nombre des prochromosomes et celui des chromosomes.

III. Lupinus albus.

Nous avons examiné aussi *Lupinus albus*, une plante à petits chromosomes : ceux-ci ont la forme de bâtonnets très courts; leur nombre est voisin de 40, mais nous n'avons pas pu le déterminer avec certitude.

En ce qui regarde la structure du noyau au repos, il faut ici aussi distinguer entre la coiffe avec la région sous-méristématique et, d'autre part, le méristème proprement dit. De même que dans le *Crepis virens*, les dimensions du nucléole diminuent lorsqu'on passe du méristème, FIG. 71*a*, *b*, *c*, *d*, dans les régions plus âgées, telles que la coiffe, FIG. 71*e*, *f*, *g*, *h*.

1. Prochromosomes dans la coiffe.

C'est la coiffe surtout, FIG. 71*e*, *f*, *g*, *h*, qui montre nettement les prochromosomes; ils s'y présentent bien avec les caractères que l'on décrit

généralement pour ces sortes de formations. Ils apparaissent comme des corpuscules, qui, relativement aux dimensions des chromosomes, sont assez grands. Ils sont de différentes dimensions et parfois un ou deux sont plus grands que tous les autres, mais ils ne présentent pas entre eux les écarts de grandeur que montrent les prochromosomes, que nous avons décrits jusqu'ici. Ils se trouvent distribués dans tout le noyau, FIG. 71*e*, *f*, *g*, *h*, et souvent on en compte plus de trente; nous en avons compté au moins trente-six dans des noyaux complets.

Dans la plupart des racines, leurs dimensions augmentent à mesure qu'on s'éloigne des cellules jeunes de la coiffe vers celles de la périphérie [1]. Les granules prochromosomiques font toujours partie d'un réseau, cela ne laisse pas de doute, même pour les noyaux plus jeunes de la coiffe, FIG. **71***e*,*f*, quoique souvent ici le réseau soit un peu voilé par un fond homogène assez dense; les noyaux très vieux sont encore plus nettement réticulisés et les prochromosomes sont incorporés dans les lamelles limitant les mailles, FIG. **72**. Dans tous les noyaux, même les plus jeunes, des traits du réseau sont visibles; on voit certains prochromosomes se continuer en filaments fins étirés et s'il arrive que les connexions entre les prochromosomes sont invisibles, souvent l'arrangement de ceux-ci en séries révèle l'existence de connexions entre eux.

2. Prochromosomes dans le méristème.

Pour le méristème, nous devons, quand les racines ont été fixées au FLEMMING, faire une distinction entre les bords de la coupe (le dermatogène avec deux ou trois couches de périblème) et leur portion médiane. Tandis qu'après le BOUIN tous les noyaux montrent une grande vacuole autour du nucléole et que le reste du contenu est repoussé contre la membrane, les noyaux des racines fixées au FLEMMING ne montrent une vacuole périnucléolaire qu'au centre de la racine, FIG. 71*a*, *b*, tandis que sur les bords le nucléole est en contact avec le reste de la structure nucléaire, FIG. 71*d*; la vacuole se montre assez petite d'abord, FIG. 71*c*, à partir de la troisième ou de la quatrième couche de cellules, et grandit rapidement de couche en couche vers l'intérieur. Cette constatation montre bien que la vacuole périnucléolaire est due à l'influence des réactifs fixateurs. Le contenu du noyau montre aussi un aspect différent suivant les couches examinées : au centre de

(1) Cette gradation n'a pas été suffisamment rendue par le graveur dans la série des FIG. **71***e*, *f*, *g*, *h*.

la racine, il apparaît comme un réseau à mailles colorées tranchant sur un fond clair, FIG. 75, tandis que sur les bords tout le noyau est rempli d'une substance homogène, d'autant plus dense que le noyau est plus jeune, FIG. 71*c*, *d*, 77, 78.

Y a-t-il des prochromosomes dans ces noyaux méristématiques au repos? Il faut distinguer. Si le noyau possède une vacuole périnucléolaire ([1]), on constate en même temps que le réseau chromatique montre certaines parties, certaines travées, plus fortes et plus chromatiques que le reste. Cela apparait bien lorsqu'on observe le fond d'un noyau, FIG. 75 et 76. Toute la structure se détache sur un fond clair.

Au contraire, dans les noyaux bien au repos qui appartiennent aux régions où le réactif n'a pas produit de vacuole périnucléolaire ou bien n'a formé qu'une vacuole restreinte ([2]), on constate en dehors du nucléole un fond homogène plus ou moins teinté sur lequel se détachent des corpuscules chromatiques ou prochromosomes, FIG. 77*b* et 78. Nous en avons compté parfois plus de trente. Dans la plupart des cas, on distingue quelques légères connexions entre certains de ces corpuscules. L'examen de ces connexions nous convainc que dans tous les noyaux il existe une structure figurée, dont font partie ces corpuscules chromatiques; mais dans les noyaux de la périphérie, cette structure est restée plus mince sous l'action des fixateurs et elle est en partie voilée par la substance qui remplit les mailles; au contraire, dans les noyaux du centre, la structure totale apparait mieux, parce que le fond est plus clair.

Enfin, si on étudie des noyaux jeunes, qui sortent de télophase et n'ont pas encore acquis leurs dimensions définitives, il y a lieu encore de distinguer. Les noyaux périphériques des préparations au FLEMMING montrent un fond homogène; mais dans plusieurs d'entre eux, on ne discerne sur ce fond aucun corps chromatique, ou bien on distingue à peine, sur un fond homogène très dense, quelques tout petits points plus colorés, FIG. 71*d* et 77*a*. Dans ces mêmes préparations, les noyaux du centre présentent toujours un réseau chromatique.

Notons dès maintenant que cette constatation au sujet des noyaux jeunes tend à prouver que les prochromosomes ne s'expliquent pas, du moins complètement, par les processus de la transformation des chromosomes télophasiques.

---

(1) Dans les portions centrales d'une racine fixée par le FLEMMING fort ou bien dans toute l'étendue d'une racine fixée par le BOUIN.

(2) Dans les portions marginales des racines fixées par le FLEMMING fort.

3. Prochromosomes dans la région sous-méristématique.

Si, dans des racines fixées par le Flemming, nous descendons à la région sous-méristématique en suivant les couches centrales, nous apercevons toujours un réseau bien chromatique, à travées un peu plus fortes qu'en plein méristème actif. On n'y distingue pas de prochromosomes véritables. Au contraire, dans les couches les plus externes du périblème, les noyaux — qu'ils aient une vacuole périnucléolaire ou non — montrent nettement des prochromosomes, fig. 74; ceux-ci sont rattachés les uns aux autres par des filaments et plongent dans un fond homogène moins dense que celui du méristème. Leur nombre se rapproche de celui des chromosomes et leur aspect est le même que celui qu'ils présentent dans la coiffe.

Dans la zone de grand allongement, on n'observe pas, comme dans la coiffe, une augmentation graduelle des dimensions des prochromosomes; les prochromosomes diminuent plutôt de taille, tandis que le nucléole — bien que remarquablement plus petit que dans le méristème — ne se réduit pas à des proportions extrêmes.

Il faut remarquer aussi que le nucléole reste encore bien coloré à une très grande distance de la pointe de la racine, même dans des préparations trop différenciées; dans de telles préparations, les prochromosomes ne sont plus colorés dans la région sous-méristématique, alors qu'on les retrouve bien noirs encore dans les grands noyaux méristématiques et dans la coiffe.

Pour résumer nos observations sur les prochromosomes dans le *Lupinus*, nous pouvons dire qu'ils existent toujours dans la coiffe et la région sous-méristématique; dans le méristème, on ne les observe que sur les bords des préparations au Flemming, mais on ne les distingue généralement pas dans les tout jeunes noyaux; les cellules plus centrales montrent toujours un réseau où ne tranchent pas nettement les prochromosomes. Là où ils sont présents, les prochromosomes sont plus ou moins abondamment reliés entre eux, leur nombre se rapproche de celui des chromosomes, leurs dimensions augmentent dans les parties externes de la coiffe.

B. DISCUSSION.

L'étude des formations auxquelles on a donné le nom de prochromosomes est très importante, parce qu'elle est appelée peut-être à jeter quelque lumière sur la question de la structure et du fonctionnement du noyau au repos. On sait qu'il existe déjà plusieurs interprétations différentes au sujet de ces productions. Nous les rappellerons brièvement, en nous limitant aux mémoires principaux sur la matière [1].

C'est ROSENBERG qui, en 1904, appela plus spécialement l'attention sur des corpuscules chromatiques persistant dans les noyaux au repos, et que ROSEN (95) avait déjà décrits sous le nom de pseudonucléoles. ROSENBERG fait remarquer qu'on ne les rencontre que dans certaines plantes et il distingue à cet égard pour les noyaux, un « *Capsella-typus* » caractérisé par la présence de ces corps et un « *Fritillaria-typus* » qui en est dépourvu; l'auteur ajoute que le premier type comporte, d'autre part, des chromosomes courts, rectangulaires ou même arrondis, tandis que le second montre des chromosomes longs et filamenteux. C'est en se fondant sur le nombre de ces « Pseudonucleolen » ou « chromatische Körner » que ROSENBERG les considère « als Chromosomen ». Ses recherches ont porté sur *Capsella*, *Zostera*, *Calendula* et avaient d'ailleurs pour objet des tissus adultes : téguments, placentas, etc. L'auteur ajoute que, dans les noyaux des cellules embryonnaires, ces corps sont difficiles à discerner.

OVERTON, en 1905, donne à ces formations le nom de *prochromosomes*. Il les retrouve dans plusieurs Dicotylédonées et en un nombre égal à celui des chromosomes; aussi admet-il « dass sie wirklich Chromosomen andeuten ». Il les observe dans des tissus divers : bourgeon, poils de jeune feuille, connectif et paroi de l'anthère, pointe de racine. Néanmoins il ajoute que les cellules du cone végétatif de la racine ne montrent pas toutes d'une façon également claire ces formations. Et il explique cela en disant que les prochromosomes n'apparaissent nettement que dans les cellules bien nourries.

Dans un second travail sur le même sujet (1909), OVERTON reprend l'étude des mêmes plantes et y ajoute quelques plantes nouvelles. Il voit maintenant que, même dans les noyaux somatiques, les prochromosomes sont disposés par paires.

[1] Nous ne parlons d'ailleurs ici que des cellules somatiques.

Laibach étudie, en 1907, les prochromosomes dans un assez bon nombre de crucifères. Ils représentent, d'après lui, des « centres » chromatiques. L'auteur les observe dans divers tissus adultes : poils de feuille, stipules, jeunes trachéides. Leur nombre dans les cellules somatiques correspond au nombre diploïde des chromosomes. Laibach les trouve parfois rangés par paires, du moins un certain nombre d'entre eux. Dans le méristème de la feuille, les prochromosomes sont au contraire peu tranchés. C'est ce qui conduit Laibach à formuler cette hypothèse que l'apparition des prochromosomes est un phénomène de « vieillesse » dans les cellules. Et en confirmation de cette idée, il fait ressortir que, dans les stipules âgés, lorsque déjà la pointe extrême se dessèche et meurt, c'est dans les cellules voisines de cet endroit, que se marquent davantage les prochromosomes.

La même année (1907), Grégoire, se fondant sur les observations qu'avait faites son élève Martins Mano sur la caryocinèse dans les objets à petits chromosomes, émet l'hypothèse que les prochromosomes, surtout ceux qu'avaient décrits Rosenberg et Laibach, représentent des portions de chromosomes, qui, lors de l'étirement subi par ceux-ci à la télophase, sont restées plus denses, plus épaisses et partant plus colorables. Ce sont d'autre part ces mêmes tractus restés plus épais, qui vont devenir, à la prophase, le point de départ de la concentration de substance, qui aboutira à la formation des chromosomes. C'est une interprétation de ce genre que Davis (11) adopte pour les prochromosomes d'*Œnothera*. Friesendahl (12) admet aussi que les granules chromatiques qu'il observe dans les noyaux de *Myricaria* proviennent des chromosomes de la télophase précédente.

En 1909, Malte décrit des prochromosomes dans le *Mercurialis* et il les considère tout simplement comme « identiques aux chromosomes ».

Rosenberg, revenant à nouveau sur la question (09), fait remarquer que la différence de dimensions entre les prochromosomes et les chromosomes est telle qu'on ne peut considérer les premiers comme « identiques » aux seconds. Il retrouve les formations prochromosomiques dans quarante espèces de plantes. Leur nombre est au moins voisin de celui des chromosomes. Lorsqu'il y a une différence nette, on peut constater que certains prochromosomes sont plus volumineux que les autres et se montrent composés d'unités plus petites. Ce sont ces unités que l'auteur considère comme les vrais prochromosomes et c'est ainsi qu'il explique que, dans certaines plantes, le nombre des prochromosomes paraisse varier. Dans d'autres

plantes, il observe des formations prochromosomiques géminées, dans lesquelles il voit non pas l'effet d'une division longitudinale, mais le résultat d'un appariement des prochromosomes; c'est, d'après lui, une autre origine de l'inconstance apparente du nombre des prochromosomes. L'auteur aurait aussi constaté, dans le *Crepis virens* (09), des prochromosomes distribués par paires et, plus tard (11), dans le *Drosera*, ROSENBERG observe que les prochromosomes sont généralement placés au voisinage de la membrane nucléaire. Cette circonstance et en même temps le nombre constant des prochromosomes lui font penser que les prochromosomes ne sauraient représenter des formations de hasard, dues au caprice d'une alvéolisation plus ou moins avancée, mais qu'ils possèdent la valeur de véritables « centres chromatiques », destinés à persister durant le repos, préservés de toute alvéolisation. Les très intéressantes expériences de l'auteur sur les glandes de *Drosera* lui fournissent un nouvel argument. ROSENBERG a constaté en effet que si l'on « nourrit » la feuille de *Drosera* avec diverses substances (peptone, etc.), les noyaux des cellules épidermiques des glandes deviennent bien plus chromatiques et montrent de vrais rubans très semblables aux chromosomes. C'est d'ailleurs ce qu'avait déjà observé HUIE (97 et 99). Or, ROSENBERG constate que c'est à partir des prochromosomes que se propage, dans le noyau, la reprise de chromaticité. L'auteur y trouve une confirmation de sa manière de voir.

NEMEC (10) n'interprète pas les prochromosomes comme des centres chromosomiques, mais comme des sortes de pyrénoïdes, en relation avec le fonctionnement chimique du noyau. L'auteur a d'ailleurs remarqué que les prochromosomes sont toujours plus clairs dans les tissus autres que les méristèmes.

Signalons encore que divers auteurs (TISCHLER, GATES et d'autres) signalent l'inconstance des formations prochromosomiques et n'attachent pas grande importance à ces corps.

Pour éviter de trop longues discussions, nous ne nous arrêtons pas ici aux descriptions et aux interprétations des caryosomes dans les animaux.

En résumé, les prochromosomes sont considérés soit comme des chromosomes (MALTE), soit comme des centres chromosomiques (ROSENBERG OVERTON, LAIBACH), soit comme des portions de chromosomes conservées plus distinctes que les autres à la télophase (GRÉGOIRE, DAVIS, LUNDEGÅRD), soit comme des sortes de pyrénoïdes chromatiques (NEMEC), soit comme des détails de structure dépourvus d'importance (GATES), etc. Il est clair que les deux premières interprétations supposent une constance assez

régulière dans le nombre des prochromosomes, tandis que les autres se concilient avec la plus grande variété dans ce nombre.

Pour expliquer l'apparition plus nette des prochromosomes dans certains tissus, on admet ou qu'ils sont une manifestation de vieillissement des cellules (LAIBACH), ou le résultat d'une nutrition plus abondante (OVERTON, ROSENBERG), ou une disposition spécialement adaptée à une différenciation chimiquement active du noyau (NEMEC).

Nos observations apportent, pour l'étude de ces divers points, des données nouvelles, dont nous allons maintenant discuter la portée, en ne perdant pas de vue que LUNDEGÅRD (12) a observé les prochromosomes sur le vivant et qu'il s'agit donc bien là d'une organisation naturelle.

1. La première question qui se pose est de savoir si les prochromosomes interviennent réellement dans la formation des chromosomes, s'ils sont le point de départ de la reconcentration de la matière chromosomique à la prophase. Ce qu'on peut dire d'abord, c'est qu'ils ne représentent pas un point de départ nécessaire, ainsi que semble l'admettre ROSENBERG, puisque les noyaux du méristème actif n'en possèdent pas, au moins dans le *Crepis virens*. Or, rappelons-le, cela est vrai des cellules périphériques comme des cellules centrales et ne peut donc pas s'expliquer par l'intervention des réactifs. D'autre part, il est certain que les cellules du calyptrogène et celles de la zone sous-jacente au méristème actif se diviseront encore : comme leurs prochromosomes, dans les plantes où ils sont nettement définis, sont en un nombre plus ou moins voisin de celui des chromosomes, il ne semble pas qu'on puisse douter que, dans ces cas, la reconcentration chromosomique se fasse en prenant son point de départ dans les prochromosomes.

2. Quel lien rattache les prochromosomes aux chromosomes de la *télophase?* Représentent-ils une portion de ces derniers, qui serait demeurée plus compacte et aurait par là gardé sa colorabilité, ainsi que GRÉGOIRE et ROSENBERG lui-même l'ont admis pour certains cas, ou bien, au contraire, les prochromosomes se forment-ils par un dépôt nouveau de matière chromatique sur des portions d'abord achromatiques du réseau nucléaire? La première hypothèse est peut-être vraie pour certains cas et elle semble s'appliquer surtout aux objets où, comme dans l'*Helianthus* [ROSENBERG (09), fig. 4], les prochromosomes sont incorporés dans un réseau lui-même un peu chromatique; mais la seconde hypothèse est certainement d'une application plus générale : en effet, dans le Lupin, les noyaux à peine

reconstitués ne montrent pas autant de parties chromatiques qu'il y aura plus tard de prochromosomes; de plus, si la première hypothèse était toujours vraie, il faudrait considérer les prochromosomes comme l'indice d'un repos incomplet, d'une télophase moins accentuée. Or, nous avons vu que les noyaux du méristème actif, qui donc sont soumis à un mouvement plus rapide de division, sont ceux qui montrent le moins les prochromosomes. Il faut par conséquent admettre que, dans les cas analogues à ceux du *Crepis* et du Lupin, les prochromosomes résultent d'un dépôt de substance chromatique, qui se produit pendant le repos.

3. Il est certain, d'autre part, que les prochromosomes s'observent dans des cellules qui ne se diviseront plus, telles que les cellules adultes de la coiffe et de nombreuses cellules de la zone d'allongement, dans le périblème. C'est même dans de semblables cellules que les prochromosomes atteignent leur plus grand développement. Ils ne représentent donc pas une étape prophasique qui conduirait *nécessairement* à la production d'une cinèse.

4. Le fait que, dans plusieurs cas décrits jusqu'ici, les prochromosomes apparaissent en un nombre voisin de celui des chromosomes, s'explique tout naturellement pour nous, qui admettons la persistance individuelle des chromosomes, en disant que la matière chromatique s'accumule de nouveau sur les portions du réseau qui marquent les tractus chromosomiques, en sorte que les prochromosomes, sans être eux-mêmes, en tant que portions chromatiques, des centres chromosomiques, traduiraient cependant la persistance de centres dans la structure nucléaire, même lorsqu'elle devient incolorable.

Les cas où le nombre des prochromosomes dépasse celui des chromosomes s'expliqueraient aussi d'une façon aisée. Il suffirait d'admettre que la transformation télophasique des chromosomes s'est opérée de façon à laisser, pour chaque chromosome, plusieurs points plus denses que le reste, points sur lesquels s'accumulerait, plus tard, la matière chromatique.

S'ensuit-il que les prochromosomes *démontrent* l'individualité des chromosomes? Non pas, car les auteurs qui admettent une dissolution complète des chromosomes à la télophase et qui expliquent, par une recristallisation, la formation des chromosomes à la prophase, pourraient rendre compte de l'apparition des prochromosomes en supposant que la cristallisation chromosomique débute, mais ne s'achève pas.

5. Comment expliquer que les chromosomes reprennent leur chromaticité dans des noyaux qui ne vont plus se diviser? C'est là, à notre avis,

le *vrai problème des prochromosomes*. Il semble que les divers cas doivent s'expliquer différemment. Dans les expériences de Huie et de Rosenberg sur *Drosera*, c'est un surcroît de fonctionnement nutritif qui paraît intervenir. On pourrait, dans notre cas, songer à une explication de ce genre pour les tissus sous-méristématiques. Mais elle n'est applicable ni aux cellules de la coiffe ni aux cellules vieilles de la feuille, dans lesquelles Laibach a observé de si clairs prochromosomes. Il faut ici, nous semble-t-il, des recherches plus étendues que celles qui ont été faites.

Mais peut-être nos observations nous permettent-elles de dire d'où vient, dans la racine, la substance colorable qui imprègne à nouveau les chromosomes ou, si l'on veut, les centres chromosomiques? Nous avons en effet constaté que le nucléole devient de moins en moins important, au fur et à mesure que les prochromosomes apparaissent plus manifestes. Il semble naturel d'établir entre les deux phénomènes une relation de causalité et d'admettre que la substance qui se dépose dans les prochromosomes est de la substance nucléolaire. Cette hypothèse s'accorderait avec ce que nous avons dit dans le chapitre précédent sur les relations, à la télophase, entre chromosomes et nucléoles.

Il est vrai que Laibach a constaté que, après l'emploi de la triple coloration de Flemming, le nucléole se teint en rouge vif et les prochromosomes en rouge-bleu; mais cette différence peut tenir d'abord à un état physique différent du nucléole et des prochromosomes; de plus, dans notre hypothèse, les prochromosomes comprendraient, outre de la substance nucléolaire, le substratum chromosomique; enfin, la substance nucléolaire, déposée dans les prochromosomes, pourrait n'être pas tout à fait identique à celle qui constitue le nucléole lui-même.

Mais, dira-t-on, s'il en est ainsi, pourquoi ne pas appeler les prochromosomes tout simplement des nucléoles? La raison en est claire : c'est que le nombre de ces formations, comme nous l'avons dit, indique leur parenté avec les chromosomes et révèle la présence, dans chacune d'elles, d'un substratum chromosomique.

En tout cas, le nom de « prochromosomes » n'est pas justifié et ne peut passer que pour une expression conventionnelle. Il nous semble qu'il faudrait reprendre le nom ancien de *caryosomes*.

Nous avions, dans l'espoir d'obtenir des renseignements sur les réactions microchimiques des prochromosomes, appliqué la méthode de Nemec. Mais nos résultats sont encore trop incomplets. Disons seulement que la

méthode à l'eau bouillante sauvegarde complètement, dans les noyaux de la coiffe, les prochromosomes aussi bien que les nucléoles, ce qui tend à démontrer une parenté de substance entre les deux formations. Nemec a d'ailleurs déjà montré que les chromosomes métaphasiques et les prochromosomes diffèrent de substance.

6. Il nous reste à toucher un dernier point : comment expliquer la répartition unilatérale des prochromosomes dans les noyaux du *Crepis virens?* Nous ne sommes pas à même de rendre compte parfaitement de ce phénomène. Il nous paraît clair cependant qu'il est en rapport avec le mode de groupement des chromosomes dans le tassement polaire.

CONCLUSIONS.

Nous pouvons maintenant résumer, sous la forme de conclusions, les principaux points de ce travail.

1. Le *Crepis virens*, grâce à son petit nombre de chromosomes, permet d'établir sans conteste le schéma classique de la métaphase et de l'anaphase somatiques.

2. L'étude comparée de la télophase et de la prophase nous font rejeter pour le *Crepis virens* l'interprétation de Lundegård et de Dehorne, aussi bien que celle de Bonnevie. Les bandes chromosomiques de la prophase se transforment en des filaments zigzagants indivis et ne représentent donc pas des chromosomes clivés en long depuis la télophase précédente. D'un autre côté, c'est aux dépens de bandes spongieuses prophasiques que les filaments zigzagants prennent naissance; la télophase ne comporte donc pas la production endogène de filaments spiralés au sein des chromosomes-filles.

3. Une fente longitudinale apparait dans les filaments prophasiques encore minces; elle ne consiste pas dans un clivage de chromomères alignés. C'est cette fente qui est la véritable division longitudinale des chromosomes; elle persiste dans ceux-ci pour devenir efficace à la métaphase et à l'anaphase.

4. Dès le moment où les bandes chromosomiques ont donné naissance à des filaments, on voit que ceux-ci possèdent leurs extrémités libres et sont présents au nombre de six. Dans le *Crepis virens*, il est de toute évidence qu'il n'existe pas de spirème prophasique continu.

5. A la fin de la prophase, les chromosomes sont tous ramassés sur le nucléole : ce fait est peut-être en relation avec la formation du fuseau au moyen du suc nucléaire.

6. Parmi les chromosomes, on reconnaît toujours des différences de dimensions. On discerne souvent deux grands éléments, deux petits, deux moyens, sans que cependant les différences apparaissent constantes. Les chromosomes isodynames ne sont pas normalement groupés par paires.

7. Le nombre des chromosomes est absolument constant dans notre matériel de *Crepis virens*.

8. Les nucléoles ne sont pas des chromosomes, ni des fragments de chromosomes. Mais le fait, non connu jusqu'ici, que la substance nucléolaire non seulement apparaît à la télophase en connexion avec les chromosomes, mais encore se trouve répartie d'une façon symétrique dans les deux noyaux-sœurs, ne peut s'expliquer qu'en admettant, à la télophase, une relation génétique entre chromosomes et substance nucléolaire, en ce sens que les chromosomes, d'une façon ou d'une autre, contribuent à la formation de la substance nucléolaire.

9. La vacuole périnucléolaire, que montrent souvent les matériaux fixés, est due à l'influence des réactifs.

10. Les prochromosomes n'apparaissent pas dans les noyaux du méristème actif, mais se montrent seulement, d'une part, dans le tissu sous-méristématique et, d'autre part, dans la région initiale et dans la coiffe et d'autant plus clairement que les tissus sont plus âgés (sauf dans les couches les plus externes à la pointe de la coiffe). Le nucléole apparaît de moins en moins volumineux au fur et à mesure que se marquent davantage les prochromosomes. Ceux-ci ne représentent pas toujours des portions de chromosomes qui seraient demeurées compactes et chromatiques à travers les transformations télophasiques; l'aspect prochromosomique constitue plutôt un *aspect de repos*; il est dû à ce qu'une substance chromatique se dépose, pendant le repos, sur des portions de chromosomes qui, à la télophase, étaient restées plus denses, bien que non chromatiques. Cette substance est probablement en relation avec la substance nucléolaire.

Nous sommes heureux de pouvoir exprimer ici notre très vive gratitude à notre vénéré maître, M. le Professeur Grégoire, qui nous a confié ce travail et nous a constamment aidé de ses conseils au cours de nos recherches.

P. S. Nous recevons, au moment où nous revoyons nos épreuves, le premier fascicule du tome XII de l'*Archiv für Zellforschung*, qui contient

un important travail de Melle Digby sur le *Crepis virens*. Nous regrettons de n'avoir plus le temps de l'examiner en détail. Notons seulement la conclusion de l'auteur, en harmonie avec la nôtre : les « prochromosomes » ne méritent pas vraiment ce nom, mais ne sont que l'expression de « concentrations chromatiques. »

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1912 *Beer* : Studies in spore development. II; Ann. of Bot., XXVI.

1908 *Bonnevie* : Chromosomenstudien; Archiv f. Zellf., Bd. I.

1909 *Boveri* : Die Blastomerenkerne von *Ascaris* und die Theorie der Chromosomenindividualität; Arch. f. Zellf., III.

1909 *Darling* : Sex in diœcious plants; Bull. Torrey Bot. Cl., XXXVI.

1909-1912 *Davis* : Cytological studies on *Œnothera*. I, II, III; Ann. of Bot., XXIII, XXV, XXVI.

1911 *Dehorne* : Recherches sur la division de la cellule. I; Archiv f. Zellf., VI.

1911 *Della Valle* : L'organisazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi; Arch. Zool. ital., IV.

1912 » La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico; Arch. Zool. ital., VI.

1911 *Digby* : The somatic, premeiotic and meiotic nuclear division of *Galtonia candicans;* Ann. of Bot., XXVI.

1912 *Frisendahl* : Cytologische und entwicklungsgeschichtl. Studien an *Myricaria germanica*; Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 48.

1912 *Gates* : Somatic divisions in *Œnothera;* Ann. of Bot., XXVI.

1908 *Georgevitch* : Zur Nucleolusfrage; Beih. z. Bot. Centralbl., XXIII.

1906 *Grégoire* : La structure de l'élément chromos. au repos et en division dans les cellules végétales, La Cellule, XXIII.

1907 » Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne; Ann. Soc. malac. et zool., XLII.

1912 » Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse som.; Ann. Soc. sc. Bruxelles, XXXVI.

1913 » La télophase et la proph. dans la caryoc. som.; Comptes rendus des séances de l'Acad. des Sciences, t. 156.

1897 *Huie* : Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia* produced by feeding with egg-albumen; Quart. Journ. of micr. Sc., XXXIX.

1899 » Further Study of cytological changes produced in *Drosera;* Ibid., XLII.

1901 *Janssens* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, XIX.
1905 » Les auxocytes mâles dans le *Batracoseps attenuatus*; La Cellule, XXII.
1909 *Janssens et Willems* : La spermatogénèse dans l'*Alytes obstetricans;* La Cellule, XXV.
1907 *Laibach* : Zur Frage nach der Individualität der Chromos.; Beihefte z. Bot. Centrbl., Bd. XXII.
1910 *Lundegård* Ueber Kernteil. in den Wurzelspitzen von *Allium cepa* und *Vicia faba*; Svensk. Bot. Tidsk.
1912*a* » Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebenden Material; Jahrb. wiss. Bot., LI.
1912*b* » Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen; Archiv für Zellf., IX.
1912*c* » Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese; Beitr. zur Biol. der Pflanzen, XI.
1912 *Lutz* : Triploid Mutants in *Œnothera*; Biol. Centrbl., XXXII.
1909 *Malte* : Cytologische Studien über *Euphorbia*. Stockholm.
1904 *Martins Mano, B.* : Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire du *Solanum* et du *Phaseolus;* La Cellule, XXII.
1911 *Müller, H. A. Cl.* : Kernstudien an Pflanzen. I und II; Archiv fur Zellforsch., VIII.
1910 *Nemec, B.* : Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
1905 *Overton* : Ueber die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen; Jahrb. wiss. Bot., XLII.
1909 » On the organisation of the nuclei in the pollen mother cells; Ann. of Bot., XXIII.
1895 *Rosen* : Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III; Beitr. z. Biol. der Pfl., VII.
1904 *Rosenberg* : Ueber die Individualität der Chromos. im Pflanzenreich; Flora, 93.
1909*a* » Zur Kenntnis von der Tetradenteilung der Compos.; Svensk. Bot. Tidsk.
1909*b* » Ueber den Bau des Ruhekerns; Ibid.
1909*c* » Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia;* Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. XLIII.
1913 *Schustow (von)* : Ueber Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa;* Anat. Anz., XLIII.
1913 *Sharp, W. Lester* : Somatic chromosomes in *Vicia;* La Cellule, XXIX.

1905 *Strasburger* : Typische und allotypische Kernteilung; Jahrb. f. wiss. Bot., XLII.

1906 *Tischler* : Ueber die Entwicklung der Sexual-Organe bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard; Ber. Deutsch. Bot. Ges., XXIV.

1904 *Wager* : The nucleolus and nuclear div. in the Rootapex of *Phaseolus;* Ann. of Bot., XVIII.

1896 *Zimmerman* : Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena.

EXPLICATION DES FIGURES.

---

*Toutes les figures ont été prises à l'aide de la chambre claire d'*Abbe, *le papier à dessiner se trouvant à la hauteur de la platine du microscope. Nous nous sommes servi de l'objectif* Winkel *fluorit-system 1,4 mm., 1,30, et de l'oculaire 6 (grossissement : 2210).*

Crepis virens.

FIG. **1** et **2**. Fin de la prophase. Bouin.

FIG. **3** à **6**. Les six chromosomes achevés. Fig. **3** à **5** : Bouin ; fig. **6** : Flemming.

FIG. **7**. Plaque équatoriale vue de face. Benda.

FIG. **8**. Plaque équatoriale observée du pôle. Benda.

FIG. **9**. Plaque équatoriale de face. Bouin.

FIG. **10**. Anaphase débutante vue du pôle. Bouin.

FIG. **11**, **12**, **13**, **14**. Stades successifs de l'anaphase, observés de face. Bouin.

FIG. **15**. Anaphase vue du pôle. Benda.

FIG. **16**. Tassement polaire. Bouin.

FIG. **17**. Télophase au début. Bouin.

FIG. **18**. Télophase au début. Flemming faible.

FIG. **19**, **20**. Télophase plus avancée. Bouin.

FIG. **21**. Télophase plus avancée. Flemming faible.

FIG. **22**. Premier stade prophasique. Bouin.

FIG. **23**, **24**. Les bandes prophasiques. Bouin.

FIG. **25**, **33**. Aspects dus probablement, en partie, à une mauvaise fixation. Bouin.

FIG. **26** à **32**, **34** et **35**. Évolution régulière des chromosomes prophasiques. Bouin.

Lupinus albus.

FIG. **36**. Tassement polaire. — Granulations multiples dans le protoplasme. FLEMMING.

FIG. **37**. Idem. — Les deux restes du nucléole. FLEMMING.

FIG. **38**. Premier stade télophasique. FLEMMING.

FIG. **39—51**. Différents aspects de la télophase, montrant la correspondance symétrique des masses nucléolaires. — Centre des racines. FLEMMING et BOUIN.

FIG. **52**. Jeunes noyaux. — La masse nucléolaire est unique, mais les contours n'en sont pas encore arrondis. FLEMMING.

FIG. **53**. Deux noyaux télophasiques sur les bords de la coupe. FLEMMING.

FIG. **54**. Prophase. FLEMMING.

FIG. **55**. Fin de la prophase, près des initiales. FLEMMING.

FIG. **56**. Métaphase montrant la substance nucléolaire en deux masses irrégulières sortant de la ligne des chromosomes.

Crepis virens.

FIG. **57**. *a, b, c, d*. Noyaux jeunes de la coiffe. BOUIN.

FIG. **58**. *a, b, c, d*. Noyaux adultes de la coiffe. BOUIN.

FIG. **59**. *a, b*. Noyaux très vieux de la coiffe, au sommet. BOUIN.
c, d. » » » sur les bords. BOUIN.

FIG. **60**. *a*. Cellule du dermatogène. *b*. Cellule de coiffe jeune. *c*. Cellule de coiffe vieille. BOUIN.

FIG. **61**. Cellules du méristème : *a* et *b* du milieu du plérôme, *c* du dermatogène. BOUIN.

FIG. **62**. *a, b, c, d, e*. Noyaux successifs du commencement de la région sous-méristématique. BOUIN.

FIG. **63**. *a, b, c*. Noyaux de la région sous-méristématique. FLEMMING.

FIG. **64**, **65**. Différents noyaux situés plus bas dans la racine. BOUIN.

FIG. **66**. Noyaux de la zone de grand allongement. BOUIN.

Crepis biennis.

FIG. **67**. Noyau méristématique au repos. BOUIN.

FIG. **68**. » de la région initiale au repos. BOUIN.

FIG. **69**. » de la coiffe au repos. BOUIN.

FIG. **70**. » de la région sous-méristématique au repos. BOUIN.

Lupinus albus.

FIG. **71.** Différents noyaux dans l'ordre de leur succession dans la racine : *a*, noyau central ; *b* et *c*, noyaux du périblème ; *d*, du dermatogène ; *e*, *h*, de la coiffe, *e* étant le plus jeune, *h* appartenant à la couche périphérique. FLEMMING.

FIG. **72.** Noyau de la coiffe très vieux. FLEMMING.

FIG. **73.** Noyau de la coiffe sur le côté du méristème. FL.

FIG. **74.** Noyau du dermatogène. — Région sous-méristématique. FL.

FIG. **75.** Noyau au repos au centre de la racine. FL.

FIG. **76.** Noyau au début de la prophase. Centre de la racine. FL.

FIG. **77.** *a* très jeune noyau, *b* noyau adulte, dans le dermatogène. FL.

FIG. **78.** Noyau adulte du dermatogène. FL.

Planche I



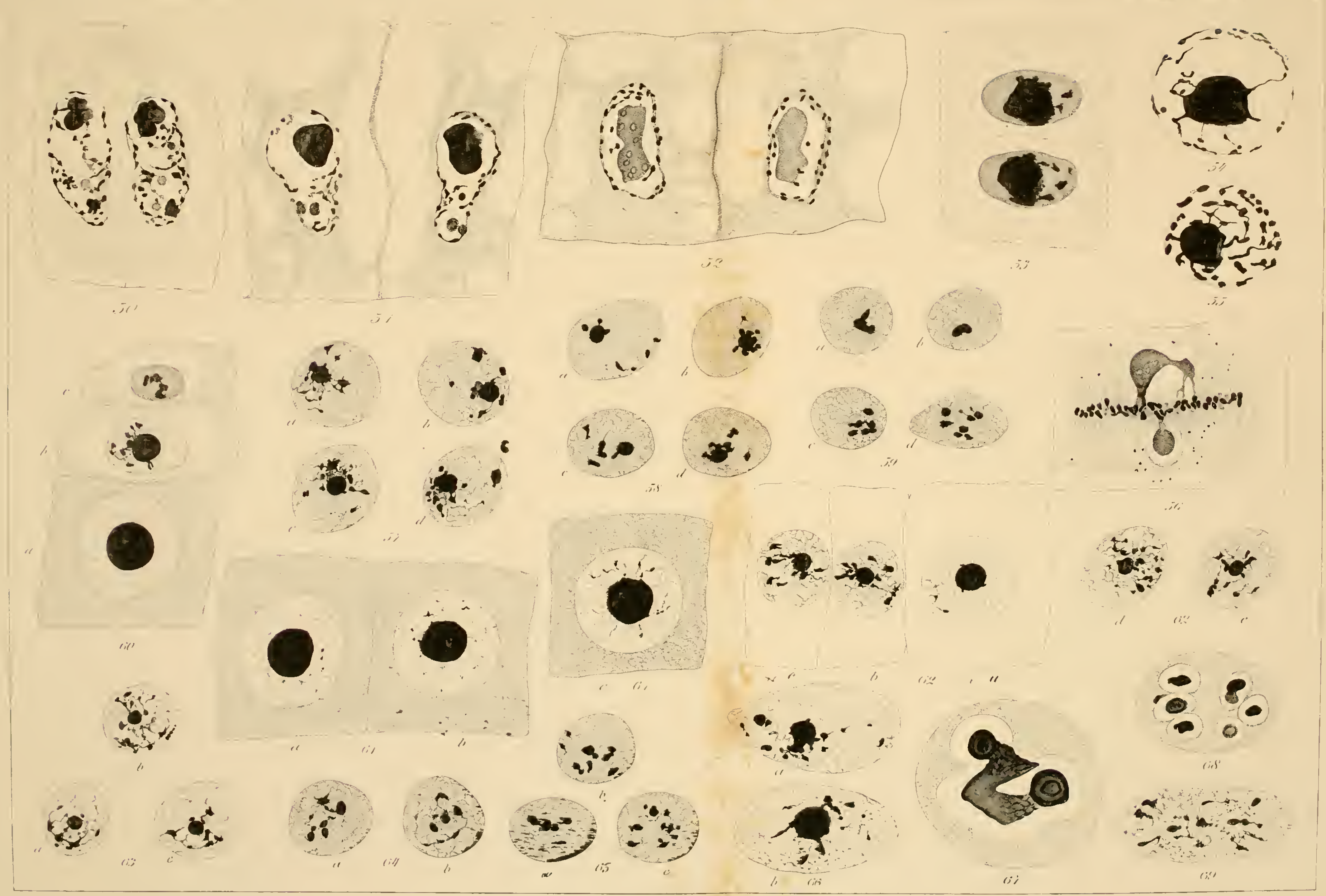
E. De Smet ad nat. delin.

Lith. De Tollenaere frères. Brux.

F. Boesmans Sculp.

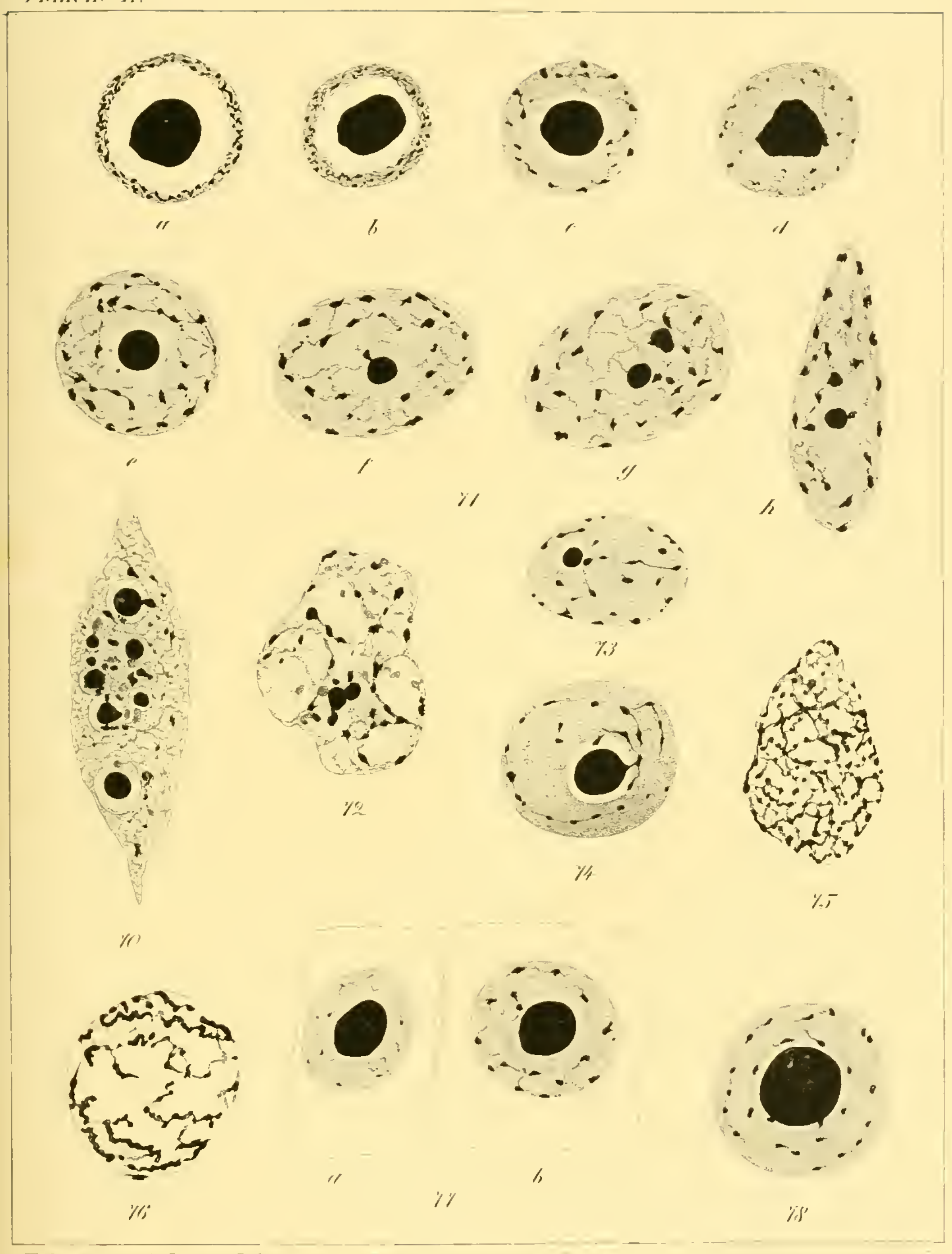
Planche II.





E. De Smet ad nat delin. Lith. E. Van Moer Brux. F. Bresemans Sculp.

Planche IV.



PRÉCISIONS NOUVELLES

SUR LA

Région postérieure du Vaisseau dorsal

DES LARVES DES MUSCIDES

et particularités remarquables de cette région chez la larve de Ceromasia rufipes Mg.

PAR

J. PANTEL.

(Mémoire déposé le 15 février 1914.)

PRÉCISIONS NOUVELLES

SUR LA

Région postérieure du vaisseau dorsal

DES LARVES DES MUSCIDES

et particularités remarquables de cette région chez la larve de *Ceromasia rufipes* Mg.

I.

Dans une note succincte à l'Académie des Sciences, l'auteur de ces lignes a cherché à montrer que les profondes différences d'organisation présentées par les larves des Muscides, types des diptères cyclorhaphes, par rapport aux larves des orthorhaphes nématocères qui en paraissent les plus éloignées, s'atténuent ou disparaissent même, si l'on tient compte du fait que, chez les premières, toute une série d'organes demeurent à l'état rudimentaire (PANTEL, 09) [1].

Cela est tout spécialement vrai de la région proprement pulsatile du vaisseau dorsal. Chez une cécidomyie, la région dont il s'agit est anatomiquement une : c'est une suite de sept chambres cardiaques toutes pareilles entre elles (MARCHAL, 97). Chez une mouche, on croit tout d'abord aperce-

---

[1] Cette note est malheureusement entachée de graves fautes d'impression dont l'effet a pu à peine être atténué par un *errata* tardif et incomplet. Pour ne prendre qu'un exemple, il est impossible, en lisant le septième alinéa, de ne pas entendre qu'il existe, chez la plupart des Tachinaires, quatre paires de grandes cellules péricardiales, alors que d'après tout le contexte la donnée numérique *quatre* devait se rapporter à des muscles (petites ailes cardiaques). Les épreuves des travaux imprimés aux *Comptes rendus* ne passent pas sous les yeux des auteurs étrangers à l'Académie qui n'habitent pas Paris, et des retranchements faits d'office au texte, dès que la composition dépasserait les pages réglementaires, amènent aisément des altérations du sens. Ces inconvénients paraissent être un mal chronique; on peut voir que GIARD et BONNIER, entre autres, en exprimaient aussi leurs regrets (*Contribution à l'étude des Bopyriens*, p. 91).

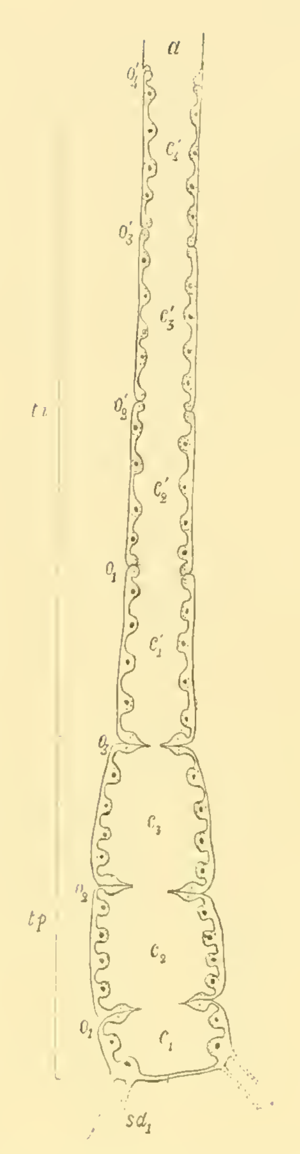


FIG. 1. Vaisseau dorsal d'une larve de Muscide du type de *Thrixion Halidayanum*, région pulsatile seule; vue dorsale semi-schématique (en noir plein les nucléoles, visibles *in vivo*; en pointillé les contours nucléaires, invisibles).

a, début de l'aorte; — c_1, c_2, c_3, les trois chambres du tronçon postérieur; — c'_1, c'_2, c'_3, c'_4, les quatre chambres du tronçon intermédiaire; — o_1, o_2, o_3, ostioles fonctionnels à lèvres (valvules ostiolaires) fortement invaginées, vues à l'état de contraction modérée qui constitue le repos; — o'_1, o'_2, o'_3, o'_4, ostioles rudimentaires, reconnaissables aux noyaux des valvules ostiolaires non invaginées; — sd_1, suspenseurs dorsaux postérieurs; — *ti*, tronçon intermédiaire; — *tp*, tronçon postérieur ou ventricule.

voir deux constituants bien distincts, n'ayant entre eux rien de commun : le *tronçon postérieur* ou *ventricule* (LOWNE) en arrière, et le *tronçon intermédiaire* (WEISMANN) en avant; le ventricule subdivisé en un petit nombre de chambres, ordinairement trois, qui rappellent les chambres des nématocères, et le tronçon intermédiaire qui ferait aisément l'impression d'un tout indivis. Or, une étude plus attentive établit que ce tronçon n'est qu'une suite de chambres demeurées rudimentaires; il suffit de développer idéalement les parties qui s'y trouvent déjà pour obtenir un complément de compartiments cardiaques pareils à ceux du ventricule et pour reconstituer le vaisseau dorsal d'un nématocère.

La FIG. 1 synthétise semi-schématiquement la disposition fondamentale, telle qu'elle est réalisée dans un groupe d'espèces ayant pour type le *Thrixion*, et telle qu'elle apparait dans les vues dorsales.

Le tronçon postérieur *tp* est formé de trois chambres dilatées, c_1, c_2, c_3, individualisées par des systèmes opposés d'ostioles et de valvules ostiolaires situés latéralement et séparés entre eux par quatre saillies nucléigères pariétales. Un ostiole est toujours un orifice allongé en fente plus ou moins verticale; au repos, il n'est indiqué que par un angle rentrant, o_1, o_2, o_3. Les deux valvules ou lèvres d'un ostiole sont deux cellules différenciées, à noyau

plus petit que celui des cellules pariétales, qui sont fortement invaginées dans le lumen et susceptibles de s'écarter en laissant l'orifice libre, de se rapprocher jusqu'au contact en le fermant. Un ostiole doit être dit fonctionnel si ses valvules se montrent susceptibles de ces mouvements, dans les observations *in vivo*, mais la qualification ne lui convient que dans la mesure où elles le sont. Le jeu des valvules, qui sont des cellules musculaires différenciées (PANTEL, 98), est autonome; néanmoins il s'harmonise avec la contraction et le relâchement de toute la paroi ventriculaire de telle sorte que le sang ne puisse qu'être poussé en avant dans la systole et que l'organe se remplisse à nouveau dans la diastole.

Le tronçon intermédiaire, *ti*, comprend quatre chambres non dilatées, c'_1-c'_4, individualisées par des systèmes d'ostioles et de valvules rudimentaires. Les ostioles rudimentaires, o'_1-o'_4, constitués par des fentes souvent virtuelles, ne sont pas même toujours indiqués, dans les vues dorsales, par des angles rentrants, mais ils sont identifiables par leurs valvules. Celles-ci, nullement invaginées et ordinairement dépourvues des prolongements internes ou des ligaments qu'on y remarque lorsqu'elles sont bien développées, apparaissent simplement comme de petits noyaux géminés, intercalés régulièrement après chaque série de quatre noyaux pariétaux. La signification des deux cellules correspondant à ces noyaux particuliers, déjà indiquée par leur taille et leur distribution, qui répètent exactement celles des cellules valvulaires dans le ventricule, a pu être confirmée par l'observation directe chez une larve de Conopide, où elles s'ouvraient et se refermaient rythmiquement (PANTEL, 09).

Les nombres : trois pour les paires d'ostioles complètement développés, quatre pour les paires d'ostioles rudimentaires, sont réalisés dans un si grand nombre d'espèces qu'on peut les considérer comme typiques [1]. Le nombre quatre, pour les grands noyaux de cellules musculaires compris entre deux ostioles consécutifs, est de même constant pour une même espèce et très répandu; il a pu être avéré non seulement chez beaucoup de Tachinaires, mais aussi chez les Muscides communes *(Sarcophaga)* qui ont pu être étudiées dans de bonnes conditions.

La chambre postérieure, c_1, est presque toujours fermée en arrière sous la forme d'un cœcum d'aspect assez variable : arrondi, tronqué ou pointu, suivant le nombre et les points d'insertion des *suspenseurs dorsaux* extrêmes,

[1] Dans le travail sur le *Thrixion*, où la notion d'ostiole rudimentaire a été précisée pour la première fois, si je ne me trompe, j'ai attribué à cette espèce trois paires d'organes de ce nom. Ce chiffre a été rectifié dans la note déjà citée de 1909.

sd[1] (1). On n'y voit que deux paires de noyaux pariétaux, au lieu de quatre. Il semble toutefois que la disposition et même le nombre de ces noyaux comportent une certaine variabilité.

Le tronçon intermédiaire et le tronçon postérieur pulsent rythmiquement comme un tout, chacun pour son compte, et alternativement, la systole de l'un (rétrécissement général) correspondant à la diastole (retour au calibre primitif) et au repos de l'autre. De là la nécessité d'une occlusion périodique du tronçon intermédiaire, qui, durant la diastole et le repos ventriculaires, empêche le reflux de la colonne sanguine.

Dans un groupe d'espèces ayant pour type le *Thrixion*, l'occlusion paraît simplement dévolue à l'ensemble des cellules pariétales, et conditionnée, partiellement du moins et d'une façon toute passive, par la grande protubérance nucléigère de ces éléments. Durant la systole, cette saillie s'accentue, et on voit les parois latérales du vaisseau, sous la forme de deux grossières crémaillères un peu décalées entre elles, se porter l'une sur l'autre en s'engrénant, de manière à oblitérer la lumière (2).

Chez un très grand nombre d'autres espèces, dont le type peut être considéré comme représenté par *Compsilura concinnata*, une formation nouvelle intervient. Il s'agit d'un organe pair, sorte de coussin vacuoleux *(coussin préventriculaire)* (3) résultant de la différenciation d'une ou de plu-

(1) D'autres ligaments suspenseurs, visibles seulement lorsqu'on observe la larve de profil, rattachent à divers points du tégument dorsal le ventricule et le tronçon intermédiaire. Les plus importants d'entre eux semblent se détacher de l'organe propulseur au niveau des diverses paires d'ostioles, et vont aux intersegments correspondants. L'ensemble de ces brides d'attache correspond au « Herzsuspensorium » décrit par GRABER chez les insectes adultes.

(2) LEYDIG avait déjà remarqué, chez *Corethra*, que des protubérances pariétales forment des « Klappen », susceptibles d'oblitérer, en se rapprochant, la lumière du vaisseau dorsal. POPOVICI-BAZNOSANU (05), qui a étudié les mêmes saillies chez *Chironomus*, leur dénie tout rôle obturateur et les désigne sous le nom simplement anatomique de « Muskelpeloten », pour rappeler qu'elles appartiennent à des cellules musculaires.

(3) On pourrait dire aussi : *valvule préventriculaire*, seulement le terme générique *valvule*, ayant été employé pour désigner des organes de constitution et de situation très variées, prête beaucoup à confusion

Le terme « Klappe », équivalent de valvule, a été adopté par KOLBE (93, p. 542) comme synonyme de « Interventricularklappe » et appliqué à des replis membraneux dépendant de la paroi latérale, « an der Grenze zweier Kammern » KOLBE connaît aussi ce que nous appelons *valvules ostiolaires*, puisqu'il attribue à chaque chambre une paire d'orifices latéraux à lèvres invaginées, susceptibles de s'écarter et de se mettre en contact, mais il ne fait pas usage du mot. Les ostioles marquent pour lui, non la limite commune de deux chambres consécutives, mais la région moyenne d'une chambre (larve d'une libellule, *Epitheca bimaculata*).

Pour POPOVICI-BAZNOSANU (05), qui s'est donné pour objectif de tirer au clair, au moyen de l'étude comparée, la question assez difficile des rapports morphologiques du vaisseau dorsal, les « Interventricularklappen » n'existent nulle part en tant que formations distinctes des « Ostialfalten »

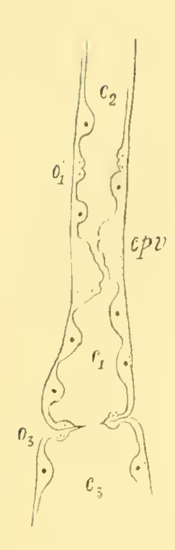


FIG. 2. La première chambre du tronçon intermédiaire (numération d'arrière en avant) dans les espèces du type de *Compsilura concinnata*.

cpv, coussin préventriculaire ; les autres lettres comme dans la FIG. 1.

sieurs cellules pariétales de la chambre c'_1. Lorsqu'il est unicellulaire, ce qui est le cas de beaucoup le plus fréquent dans le matériel étudié, il dérive de la troisième cellule (numération d'arrière en avant), FIG. 2, *cpv*. La différenciation consiste dans un accroissement considérable (¹) de la protubérance cellulaire et dans une abondante vacuolisation qui rendent cette partie de la cellule assez comparable à un élément de la corde dorsale des vertébrés : comme celui-ci, elle est transformée en un matelas élastique, apte à résister hydrauliquement aux pressions qui s'exerceront sur elle. Durant la systole, le coussin d'un côté se porte vers son congénère, lequel se trouve, en général, à un niveau un peu différent, et ensemble ils constituent une masse momen-

(valvules ostiolaires). Aussi doit-on rejeter comme inexacte la division du vaisseau dorsal en chambres, et retenir seulement que l'apparence d'une telle division, quand elle se montre, provient de la connivence des « Ostialfalten ».

Cette conclusion, certainement trop absolue, demanderait toute une discussion. Remarquons seulement que, l'idée de chambre cardiaque étant pour tout le monde celle d'un compartiment incomplètement isolé dans le sens transversal, il est impossible d'admettre des « Ostialfalten » sans admettre du coup des cloisons transversales incomplètes et par suite distinguer des chambres. Ces chambres, il est vrai, sont ainsi individualisées par les ostioles et les valvules ostiolaires qui en sont les lèvres, non par des valvules interventriculaires au sens de KOLBE. Les formations qui ont reçu le nom de valvules interventriculaires existent bien réellement dans certaines espèces, seulement elles doivent être considérées comme des formations intérieures à une chambre : ce sont des « Intraventricularklappen », non des « Interventricularklappen ».

Elles existent tout d'abord dans la larve étudiée par KOLBE. On doit avoir d'autant plus de confiance dans l'objectivité des figures de cet auteur que, plus récemment, ZAWARZIN a retrouvé dans une autre larve d'Odonate des dispositifs fondamentalement comparables à ceux qu'il a représentés (DEEGENER, 13, I, p. 387)

Elles existent aussi, bien que sous une forme très différente, dans la larve de *Tipula maxima*, étudiée par BROWN (10). Ici elles sont constituées par des massifs cellulaires complexes et situées en avant, mais tout près des « ostial valves ».

Concluons que parmi les dispositifs d'occlusion observables dans le vaisseau dorsal, les principaux, ceux qui ne manquent jamais et auxquels il faut s'adresser pour définir les chambres, sont ceux qui interceptent la communication de la lumière cardiaque avec la cavité générale et qui constituent en même temps, du fait de leur invagination, des cloisons transversales incomplètes, savoir les *valvules ostiolaires*. D'autres, servant à intercepter la communication entre deux régions consécutives du vaisseau dorsal, existent dans diverses espèces; seulement ils ne peuvent être considérés que comme des appartenances des chambres ; ils ont été décrits comme *valvules interventriculaires*, il faudrait les appeler *valvules intraventriculaires*. Le coussin préventriculaire se place dans cette catégorie, si on considère sa fonction, mais sa structure histologique et son unicité en font un type tout à fait à part.

(1) Cet accroissement a été un peu exagéré dans la figure.

tanément unique, oblitérant plus ou moins complètement la lumière du vaisseau.

Le coussin unicellulaire est abondamment répandu, non seulement chez les Tachinaires, spécialement explorés (*Compsilura concinnata*, *Echinomyia fera*, *Siphona cristata*, *Sturmia pupiphaga*...), mais même chez les Muscides communes (*Sarcophaga carnaria*). *Erigone consobrina* possède un coussin relativement grand, probablement bicellulaire.

II.

Chez *Ceromasia rufipes*, Tachinaire parasite des forficules, on observe en général une tendance à l'épargne numérique des cellules, qui est compensée, un peu comme dans d'autres cas bien connus, tel celui des *Ascaris*, par leurs grandes dimensions et leurs différenciations fortement accusées. C'est ainsi, pour prendre un exemple topique, que les œnocytes, présents par centaines dans les larves d'espèces voisines, n'existent dans celle-ci qu'au nombre de quatre pour chaque moitié du corps, mais ces quatre cellules sont de taille exceptionnellement grande et remarquables par leurs caractères structuraux.

La région postérieure du vaisseau dorsal, reproduite semi-schématiquement en vue horizontale dans la FIG. 3, offre dans cette espèce d'importantes particularités, qui ne sont pas sans relation avec la tendance indiquée.

Le tronçon postérieur ou ventricule, tp, ne comporte que deux chambres, c_1, c_2, individualisées par les ostioles o_1, o_2, dont les valvules présentent les caractères ordinaires. La chambre postérieure offre cette remarquable particularité d'avoir en arrière un ostiole impair, o_i, à lèvres fortement invaginées, qui donnent au ventricule une apparence bifide. Les grandes protubérances pariétales sont au nombre de deux paires seulement pour chaque chambre. Dans les valvules de l'ostiole impair, les noyaux sont pareils à ceux des formations paires correspondantes et situés au pli même de l'invagination, à peu près au point d'insertion des suspenseurs dorsaux extrêmes, sd_1. L'ostiole est fonctionnel.

Le tronçon intermédiaire est formé d'une suite de chambres individualisées par des ostioles rudimentaires, o'_1, o'_2 ..., dont le nombre n'a pu être déterminé. Ces chambres, comme celles du tronçon postérieur, n'ont que deux paires de saillies pariétales.

Un détail principal à relever, au sujet de ce tronçon, c'est l'existence d'un coussin préventriculaire très spécial, *cpv*. Cet organe siège, comme toujours, dans la chambre postérieure, c'_1, mais il est incomparablement plus grand que ceux dont il a été question dans le paragraphe précédent et toutes les cellules pariétales interviennent dans sa formation. Dans les vues dorsales, il se présente facilement comme une masse unique remplissant à peu près toute la chambre, que l'on prendrait pour une formation étrangère au vaisseau dorsal. Son aspect rappelle un peu celui de certains parenchymes végétaux et fait songer à une masse liquide découpée par des tractus minces en éléments anguleux.

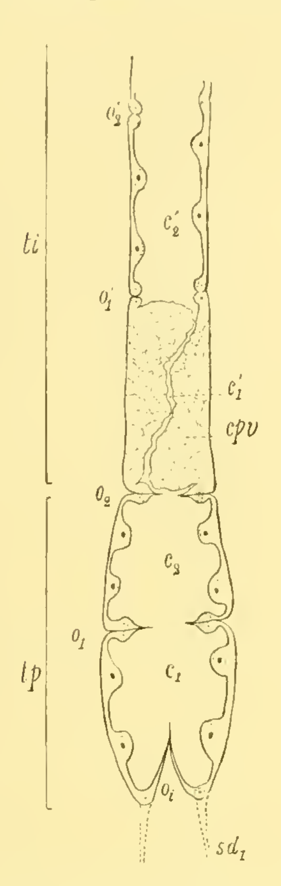


Fig. 3. Partie postérieure du vaisseau dorsal chez *Ceromasia rufipes*, vue dorsale semi-schématique.

c_1, c_2, chambres du tronçon postérieur, réduites à deux; — c'_1, chambre postérieure du tronçon intermédiaire, d'un aspect insolite tenant à la présence d'un grand coussin préventriculaire, *cpv*; — c'_2, la chambre précédente, ayant comme les chambres du ventricule, deux paires de noyaux pariétaux; — o_1, o_2, ostioles fonctionnels pairs; — o'_1, o'_2, ostioles rudimentaires; — o_i, ostiole fonctionnel impair; — sd_1, suspenseurs dorsaux extrêmes; — *ti*, tronçon intermédiaire; — *tp*, tronçon postérieur.

Au total il y a donc, dans l'organe propulseur de cette remarquable espèce, réduction numérique des éléments anatomiques constitutifs, et réduction des ostioles : le ventricule est moins développé que dans les types ordinaires. Pourtant, la fonction circulatoire ne sera pas mise par là en déficit, grâce à un appareil d'occlusion hautement différencié, qui doit être d'une efficacité particulière pour soulager le ventricule, en empêchant tout reflux de la colonne sanguine.

L'existence d'un ostiole impair et terminal, muni de ses valvules et entièrement pareil aux ostioles pairs, est un caractère assez imprévu, dans le groupe entomologique dont il s'agit. Il conviendrait de le rapprocher des analogues qu'on peut lui rencontrer dans la littérature des diptères; faisons du moins quelques constatations sommaires dans ce sens.

A propos des diptères cyclorhaphes, d'abord, on peut rappeler que LOWNE (95) attribue à la mouche à viande des ostioles impairs en nombre indéterminé, qui se trouveraient à la face ventrale des chambres du ventricule. Mais les données de cet auteur, assez imprécises et jamais vérifiées depuis leur publication (1), ne permettent pas de chercher de ce côté un terme de comparaison.

Dans le sous-ordre des orthorhaphes, plusieurs espèces sont connues dont le vaisseau dorsal est ouvert en arrière, l'ouverture étant simple ou géminée: *Corethra plumicornis* (LEYDIG, 1851 ; WEISMANN, 1866; DOGIEL, 1877), *Culex nemorosus* (RASCHKE, 1887), *Ctenophora ruficornis* (WEYENBERG, 1872), *Ct. angustipennis* (ANTHON, 1908). Chez *Ptychoptera contaminata*, le ventricule se prolonge en arrière sous la forme d'une aorte postérieure, jusqu'à la base du tube caudal (GROBBEN, 1875). Mais il est évident que, si les dispositions anatomiques réalisées dans ces types excluent l'idée d'une terminaison du vaisseau dorsal en cœcum, aucune d'elles ne rappelle un ostiole fonctionnel avec ses valvules.

Par contre, MEIKLE BROWN (10) a signalé récemment, dans la larve de *Tipula maxima*, un orifice terminal dont les lèvres invaginées fonctionnent comme valvules, donc un dispositif tout à fait pareil à celui de *Ceromasia rufipes*.

Il serait intéressant de rechercher si les deux cas sont comparables au point de vue des déterminants morphologiques immédiats. L'ostiole impair de *C. rufipes* se présente comme un organe de suppléance remplaçant un organe pair épargné, ou, si l'on préfère, comme un organe typiquement pair, émigré sur la ligne médiane à la suppression de son congénère. Celui de *T. maxima* serait plutôt un organe surnuméraire et de luxe, l'espèce possédant huit chambres cardiaques, et rien, dans la description de BROWN n'indiquant que les ostioles fassent défaut dans quelqu'une d'entre elles.

---

(1) Dans sa belle monographie de la mouche domestique, G. HEWITT fait remarquer qu'il a inutilement recherché dans son objet les orifices spéciaux dont parle LOWNE (10, p. 91 du tirage à part).

PUBLICATIONS CITÉES.

1910. *Brown, J. M.* : Some points in the anatomy of the larva of *Tipula maxima*; Trans. Linn. Soc. London, 2nd ser., Zool., vol. XI.

1913. *Deegener, P.* : Zirkulationsorgane und Leibeshöhle, in Handbuch der Entomologie von Schröder; Iena, 1913.

1910. *Hewitt, C. G.* : The House Fly; Publications of the University of Manchester, Biol. Ser., nº 1.

1893. *Kolbe, H. J.* : Einführung in die Kenntniss der Insekten; Berlin, 1893.

1893-95. *Lowne, Th. B.* : Anatomy and physiology of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*); London, 1893-95.

1897. *Marchal, P.* : Les Cécidomyies des céréales et leurs parasites; Ann. Soc. Ent. Fr., t. 66.

1898. *Pantel, J.* : Le *Thrixion Halidayanum* Rond.; La Cellule, t. XV.

1909. » : Sur les organes rudimentaires des larves des Muscides; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 148.

1905. *Popovici-Baznosanu, A.* : Beiträge zur Kenntnis des Cirkulations-systems der Insekten; Ien. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 40.

SIGNIFICATION DES

„Glandes annexes“ intestinales

des larves des „Ptychopteridæ“ et observations sur les Tubes de Malpighi de ces Nématocères (larves et adultes).

PAR

J. PANTEL.

(Mémoire déposé le 15 mars 1914.)

SIGNIFICATION DES

„GLANDES ANNEXES“ INTESTINALES

des larves des „Ptychopteridæ“ et observations sur les Tubes de Malpighi de ces Nématocères (larves et adultes).

SOMMAIRE.

OCCASION ET BUT DE CE TRAVAIL.

Voici bientôt vingt-cinq ans que M. le prof. VAN GEHUCHTEN (90) publiait dans ce Recueil ses recherches histologiques et physiologiques sur l'épithélium intestinal de la larve de *Ptychoptera contaminata* et sur le mécanisme de la sécrétion. Ce travail très approfondi fut justement remarqué dès son apparition et on le trouve souvent cité dans les ouvrages généraux. La série des 148 figures qui l'accompagnent s'ouvre par un schéma d'ensemble du tractus intestinal et de ses appartenances, fig. 1, dans lequel on voit, insérés au même niveau, deux gros tubes en cœcums désignés dans la légende comme « glandes annexes » et quatre tubes de Malpighi.

Cette figure n'était sans doute pour l'auteur qu'un schéma d'orientation générale, inspiré par des préoccupations prédominantes de clarté et de simplification ; elle a eu le sort d'être prise pour une image strictement objective et documentaire. Elle a été reproduite avec sa légende par PACKARD dans le *Text-Book of entomology* (98, p. 313), par HENNEGUY dans *Les Insectes* (04, p. 460) et par DEEGENER dans le *Handbuch der Entomologie* de SCHRÖDER, actuellement en cours de publication (13, p. 256) [1].

L'insertion dans l'ouvrage allemand présente cette circonstance, due manifestement à une distraction, que, deux chapitres après, quand il est question de l'appareil circulatoire, l'auteur reproduit de la même manière et sans aucune remarque critique une figure déjà ancienne de GROBBEN (75, fig. 1), dont la légende attribue aux organes en litige la signification de tubes de Malpighi antérieurs.

Quelle est, des deux légendes qui viennent d'être rappelées à propos des mêmes organes, celle qu'il convient de retenir? C'est le but principal des pages qui suivent de le définir brièvement.

Peut-être quelqu'un trouvera-t-il qu'on pouvait le faire bien plus brièvement encore, en renvoyant simplement au mémoire de GROBBEN. Mais ce travail, d'ailleurs très précis, se contente d'énoncer catégoriquement la nature malpighienne des organes dont il s'agit. Cela pouvait être suffisant avant que la notion de « glande annexe » spéciale ne se fût accréditée, cela

(1) Parmi les grands ouvrages généraux d'Entomologie, on ne voit guère que celui de BERLESE (*Gli Insetti*, 09) où le schéma dont il s'agit ne soit pas reproduit. Mais il est juste d'ajouter que, malgré la richesse d'information bibliographique qui est une des caractéristiques de ce beau livre, le mémoire sur *Ptychoptera* semble y avoir été totalement laissé de côté.

le serait plus difficilement après. D'autre part, un examen critique des observations objectives et des données bibliographiques intéressant la question permettra de relever un certain nombre de faits, qui ne sauraient être sans intérêt pour la connaissance des espèces ici en cause et pour celle de l'appareil malpighien en général.

MATÉRIEL UTILISÉ.

L'étude objective a porté principalement sur *Ptychoptera (Liriope) albimana F.* [1].

La larve de cette espèce paraît tellement semblable, extérieurement, à celle de *Ptychoptera contaminata* qu'il faudrait sans doute l'œil exercé d'un systématiste professionnel pour relever entre les deux des différences un peu saillantes. Les conditions de vie sont identiques. Quant à l'organisation interne, tout semble indiquer qu'elle demeure constante dans tout le groupe. En toute rigueur, cependant, les constatations que nous serons amenés à faire ne vaudront, s'il s'agit de particularités de détail et visiblement susceptibles de varier, que pour l'espèce directement étudiée; les autres pourront être étendues aux espèces voisines avec d'autant plus de probabilité qu'elles se rapporteront à des dispositions d'un caractère plus général.

---

(1) Des études antérieures sur les larves des diptères m'ayant montré que, dans plusieurs espèces de cet ordre, deux des tubes de Malpighi se dirigent en avant et se transforment, sur une étendue plus ou moins considérable, en poches à calcaire d'un aspect lactescent, la question se posait de savoir si tel ne serait pas aussi le cas des *Ptychopteridæ*. Je priai M. le prof. Lebrun, dont on ne sollicite pas en vain la serviabilité, de m'aider à résoudre ce petit problème, en me procurant le matériel convenable. En sa qualité d'ancien préparateur et assistant de Carnoy, qui utilisait annuellement la larve de *Ptychoptera contaminata*, dans ses inoubliables cours pratiques, M. Lebrun connaît parfaitement sa physionomie et ses conditions d'habitat. Toutefois, les circonstances ne lui ayant pas permis de visiter en temps opportun les stations classiques des environs de Louvain, c'est d'Erezée (Luxembourg belge), qu'au prix d'un travail fastidieux, dont tant d'autres se seraient lassés, il m'a fait les divers envois de larves et d'adultes qui ont servi de base à cette petite étude. Je prie cet excellent ami de trouver ici l'expression bien sentie de mes remercîments.

Larves et adultes se rapportaient visiblement à un Ptychoptéride dont il était désirable de connaître exactement l'espèce. Un savant spécialiste, M. M. P Riedel, de Francfort (Oder), a bien voulu, sur la recommandation du Dr Villeneuve, de Rambouillet, me faire connaître à ce sujet son avis autorisé; c'est de lui que j'ai reçu, avec divers renseignements sur les larves de ce groupe de Nématocères, très voisin des *Tipulidæ*, mais distinct, le nom de *Liriope (Ptychoptera) albimana*. Je remercie vivement M. Riedel de la parfaite courtoisie avec laquelle il s'est prêté à me rendre le service désiré.

I. Identification des « glandes » comme tubes de Malpighi.

a. *D'après le niveau d'insertion.* — Il serait singulier, et probablement sans précédent chez les insectes, que des appendices non malpighiens fissent néanmoins partie du verticille des tubes de Malpighi. Aussi VAN GEHUCHTEN semble-t-il ne s'être arrêté à l'idée de glandes spéciales, pour les organes en litige, que parce qu'il avait cru leur trouver un niveau d'insertion propre : « ces glandes débouchent dans l'intestin un peu au-dessus des tubes de Malpighi », dit-il dans un court mémoire antérieur à celui qui a été déjà cité (89, p. 181) (¹).

Les difficultés d'une préparation *in toto* montrant bien le débouché intestinal des appendices, difficultés déjà constatées par GROBBEN, suffiraient amplement à expliquer que de telles apparences aient pu se présenter dans un cas donné. Mais la réalité est autre.

La FIG. 1, dessinée d'après une pièce qui contient, en même temps qu'un tronçon d'intestin, *m*, *p*, la région proximale de tous les appendices ici en cause, les montre formant une couronne unique de cinq éléments. Trois de ces éléments, savoir deux pairs, *b*, *b*, un impair, *c*, sont des tubes de Malpighi non modifiés; les deux autres, *a*, *a*, se dilatent à quelque distance de l'insertion et deviennent les « glandes ».

Évidemment, la coupe transversale correspondante doit confirmer cette indication et, pour une telle coupe, il est indifférent de s'adresser à la larve ou à l'adulte, puisque, nous le verrons, le passage de l'une à l'autre n'entraine aucun changement dans les insertions. Or, la FIG. 2, empruntée à une coupe transversale de l'abdomen du mâle adulte, montre effectivement cinq évaginations épithéliales intéressées en même temps par le rasoir, qui sont les origines des appendices

b. *D'après les caractères du pédoncule proximal et de l'appendice terminal.* — Les parties à aspect glandulaire s'offrent à l'œil nu comme de larges boyaux remplis d'un contenu lactescent, mesurant plusieurs centimètres de long et un peu plus d'un millimètre de large. Mais ces sortes de sacs si apparents ne sont que la région moyenne des organes pris au complet.

Une bonne dissection sous la loupe montre qu'à son extrémité postérieure (proximale par rapport à l'intestin) le sac s'atténue en un tube étroit, uni, non pigmenté, très pareil au tronçon proximal d'un tube de Malpighi ordinaire; ce détail a été parfaitement vu par VAN GEHUCHTEN.

D'autre part, et c'est ici une particularité décisive, l'extrémité antéri-

(¹) Cette vue ne semble pas maintenue dans le travail de 1890.

eure ne se termine pas en cœcum; elle porte un mince et court appendice pigmenté, plus ou moins bosselé, ayant toutes les apparences d'un tronçon de tube de Malpighi ordinaire. Cet appendice, il faut le reconnaître, est assez malaisé à dégager des lobes adipeux et d'un muscle d'attache qui sert à la fixation de tout l'organe, ainsi que le montre la FIG. 4; s'il est toujours facile de le retrouver dans une préparation d'ensemble, on pourrait être porté, à un premier aspect, à le prendre pour un fragment de tube de Malpighi étranger, accidentellement rompu dans les manipulations; mais après la disparition histolytique du muscle et des lobes adipeux, au cours de la nymphose, sa continuité avec le sac est absolument manifeste, FIG. 3.

Les deux caractères ici indiqués d'après la larve de *Pt. albimana* ont été parfaitement reconnus par GROBBEN chez celle de *Pt. contaminata*. Leur valeur lui a paru si péremptoire qu'il ne semble pas même avoir eu l'idée que la nature de l'organe pris au complet pût être mise en discussion; il s'est contenté d'attribuer à l'espèce cinq tubes de Malpighi, dont deux, dirigés en avant, « sind in ihrem Mitteltheile stets mit Harnconcrementen sehr stark gefüllt » (75, p. 444).

c. *D'après le sort à la nymphose.* — Si l'on explore successivement des larves mûres, des nymphes de plus en plus âgées et des adultes, on peut faire les deux constatations suivantes :

1° Les trois tubes de Malpighi à caractères communs et à direction antéro-postérieure demeurent tels quels; plus exactement, ils ne subissent que de légers changements difficiles à préciser, n'intéressant pas ou intéressant à peine l'aspect extérieur. Leurs circonvolutions finissent par former chez l'adulte un amas enchevêtré, noirâtre par suite de l'abondance des granules pigmentaires, visible par transparence déjà à l'œil nu, dans la région dilatée de l'abdomen. La situation, les liaisons viscérales et les rapports ont été modifiés, mais pas l'aspect général ni les dimensions *ad sensum*. Des différences de détail entre les tubes pairs et le tube impair, déjà signalées par GROBBEN chez *Pt. contaminata*, existent aussi chez *Pt. albimana* et se maintiennent chez l'adulte : le tube impair devient insensiblement plus gros et plus pigmenté vers son bout libre, tandis que les tubes pairs s'atténuent très notablement et deviennent clairs.

2° Les deux tubes différenciés, à direction postéro-antérieure, modifient rapidement leur aspect général et leur forme, sans pourtant perdre leur identité. Après l'expulsion du contenu crayeux la paroi se contracte, s'épaissit et se montre pigmentée. Des inégalités apparaissent dans la distribution du pigment et l'épaississement des cellules, si bien que l'aspect

des tubes postérieurs se trouve identiquement reproduit. La longueur demeure beaucoup plus faible que celle des tubes postérieurs, le parcours est peu flexueux et la direction toujours postéro-antérieure. En deux mots, les deux tubes antérieurs, notablement modifiés chez la larve dans toute leur région moyenne, en raison d'une fonction temporaire qui leur est dévolue, reprennent chez l'adulte, où cette fonction n'existe plus, les caractères communs de l'espèce.

Le retour à l'état de tube ordinaire semble progresser des extrémités du sac vers le milieu, et une circonstance intéressante accidentellement observable fournit, en même temps qu'une indication sur cette marche, la preuve matérielle de la transformation sur place : il se trouve des adultes chez lesquels cette transformation ne s'est pas achevée et qui offrent, à un niveau un peu différent pour les deux côtés, une dilatation locale, FIG. 5, *r*, sur laquelle on peut reconnaître les caractères de la poche.

d. *D'après le rapprochement avec d'autres larves de diptères.* — Il est bien reconnu que diverses larves de diptères ont la faculté d'excréter et d'emmagasiner, sous la forme de granules dont l'amoncellement forme des amas lactescents, des carbonates alcalino-terreux. La présence de ces amas est tellement frappante, dès qu'ils acquièrent une certaine importance, qu'ils n'ont pu échapper aux anciens observateurs; plusieurs fois ils ont été signalés par eux bien avant d'avoir été interprétés.

Dutrochet a mentionné, sous le nom de *vaisseaux lactifères*, chez la larve d'*Eristalis tenax* (sa *Mouche abeilliforme)* ce qui devait être reconnu plus tard pour des sacs malpighiens remplis de carbonates de magnésium et de calcium (1).

Lyonet a eu son attention attirée par deux grands *vaisseaux blancs*, chez un *ver aquatique à queue de rat* qui, suivant W. de Haan, serait précisément la larve de *Ptychoptera* (de Haan écrit *Psychoptera*) *paludosa.* Il en dit ceci : « Quand on couche ce ver à la renverse, on lui remarque deux grands vaisseaux très blancs, qui occupent environ la moitié de toute la longueur de son corps par dessous, et entre lesquels paraît un vaisseau brun plus grand encore, que je crois être son estomac; mais pour ces deux vaisseaux blancs, je ne sais ce qu'ils sont (2).

Mais c'est à A. Batelli (79) que l'on doit les premières indications

(1) *Recherches sur les métamorphoses du canal alimentaire chez les Insectes, in* Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire naturelle et des Arts, t. 86, 1818.

(2) *Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses de différentes espèces d'insectes.* Paris, 1832 (ouvrage posthume publié par de Haan), p. 194.

S'il est vrai que Lyonet ait eu affaire à un *Ptychoptera*, comme c'est extrêmement probable,

précises dans l'ordre de faits qui nous occupe ici. Cet observateur a nettement établi que, chez les larves d'*Eristalis tenax*, les *vaisseaux lactifères* de Dutrochet ne sont que des dilatations sacciformes de deux tubes de Malpighi, remplies de calcaire et de carbonate magnésien. Et il est parti de sa découverte pour émettre l'opinion fondée que les *vaisseaux blancs* de Lyonet devaient être quelque chose d'analogue.

Plus récemment, on a trouvé le calcaire dans des tubes de Malpighi d'autres types : Tachinaires (Pantel, 98), *Stratiomys* (Vaney, 00) [1].

Il est remarquable que dans tous ces cas l'excrétion est localisée dans une paire déterminée de tubes rénaux : tubes *antérieurs* chez *Eristalis* et les Tachinaires, tubes *internes* chez *Stratiomys*, et que le produit s'emmagasine dans une dilatation sacciforme plus ou moins prononcée. Dans le cas de tubes antérieurs, l'orientation et la situation générales des organes sont maintenues par des brides musculaires qui les rattachent à des parties relativement fixes, notamment à des points déterminés du système trachéen. Le plus remarquable de ces ligaments est un muscle assez puissant, du type viscéral, dont l'insertion sur le tube de Malpighi y détermine un coude brusque, permettant de distinguer dans tout l'organe un tronçon ascendant,

---

il faut admettre qu'il croyait placer la larve sur le dos quand il la mettait sur le ventre, car c'est sur la face dorsale que se montrent les vaisseaux blancs, dans les larves de ce genre.

Batelli se montre un peu scandalisé de ce que le vieil auteur n'a su discerner, dans son objet, ni où commencent les tubes de Malpighi, ni où ils finissent, ce qui aurait été nécessaire pour reconnaître leurs rapports avec les vaisseaux blancs; il aurait été peut-être plus indulgent s'il avait disséqué lui-même ces organes chez un *Ptychoptera*.

(1) La fonction calcigène n'est pas d'ailleurs l'apanage exclusif des larves de diptères; Valéry-Mayet (96) l'a signalée chez celles de *Cerambyx* (coléopt.) et de Sinéty (01) chez les phasmes (orth.). Il faut même dire que, tout en demeurant fonction rénale, elle peut être assumée par d'autres organes que les tubes de Malpighi; un cas très intéressant de ce genre de suppléances est celui de l'*anse médiintestinale* récemment décrit chez les *Cercopidæ* par E. Licent (12).

A propos de la présence du carbonate de calcium dans les tubes de Malpighi, Veneziani trouve que les faits « non sono stati messi sufficientemente in chiaro » (04, p. 194). Ce serait surtout vrai si on s'en tenait à son énumération assez incomplète. La question paraît commencer pour lui à Vaney, dont il rapproche la découverte de celle de Valéry-Mayet; de Sinéty n'aurait trouvé que des sels de calcium à acide indéterminé « e qualcosa di simile ha trovato Batelli nelle larve di *Eristalis tenax* ».

Cette idée de sel de calcium à acide indéterminé paraît s'être glissée du mémoire de Veneziani dans le traité de Berlese (09). Dans son aperçu des substances trouvées dans les tubes de Malpighi, le savant auteur ne mentionne le carbonate de calcium que chez les larves de *Cerambyx* (Mayet) et d'*Eristalis* (Batelli). Et il ajoute : « Altri sali di calcio ad acido indeterminato sono stati indicati da Sirodot pei Grillidi, Sinéty per alcuni tubuli della femmina dei Fasmidi e da Vaney per malpighiani esterni della larva di *Stratiomys* » (*op. cit.*, p. 785). de Sinéty et Vaney (aussi bien que Batelli) ont caractérisé chimiquement l'acide carbonique. Notons aussi en passant que d'après Vaney les tubes à calcaire, chez *Stratiomys*, sont les tubes qu'il appelle *internes*. Berlese parle ici de tubes *esterni*, et, par suite d'un autre *lapsus calami*, il écrit *tubi interni* au lieu de *tubi anteriori* quand il est question d'*Eristalis*.

allant de l'origine intestinale au coude de rebroussement, et un tronçon récurrent, généralement peu considérable, descendant de ce coude dans une direction antéro-postérieure. Le calcaire occupe une région variable : tout le tube *(Stratiomys)*, tout le tronçon récurrent avec une partie du tronçon ascendant *(Eristalis)*, la partie distale du tronçon récurrent seul (Tachinaires).

Or, chez les larves des *Ptychopteridæ*, nous avons affaire à deux poches blanches dont le contenu, jusqu'ici non étudié, se montre essentiellement formé de calcaire [dissolution instantanée dans une goutte d'acide sulfurique étendu, avec apparition subséquente des macles caractéristiques de gypse ([1])]. Malgré sa grande abondance et son action déformante, ce contenu n'empêche pas de reconnaitre que les sacs où il se trouve appartiennent à des tubes de Malpighi dirigés en avant et reliés aux trachées par un muscle suspenseur, FIG. 4, *m* ([2]) : autant de coïncidences montrant que les larves des *Ptychopteridæ* confirment le soupçon de BATELLI et sont simplement à ajouter à la liste des larves de diptères dont l'appareil malpighien élimine du calcaire.

Ces coïncidences de fond n'empêchent pas quelques divergences sur des points secondaires.

La localisation de la fonction calcigène, dans le tube de Malpighi, est un peu spéciale : c'est la partie moyenne du tronçon ascendant qui est seule transformée en poche à calcaire.

Les granules sont fins. Ils paraissent au premier coup d'œil très homogènes; on reconnaît pourtant qu'ils ont des diamètres très variables, depuis 3,5 μ jusqu'aux dimensions immesurables. Comme dans tous les cas analogues, ils se montrent animés du mouvement brownien; *in situ*, ils donnent l'impression d'un fourmillement particulièrement vif, en raison du grand nombre de trajectoires vues simultanément; dans les cas d'extravasation les mouvements semblent se ralentir, l'illusion tenant à ce que les trajectoires sont mieux individualisées.

Chaque granule parait comprendre un minuscule substratum de matière organique; on y voit, après déshydratation par l'alcool absolu et montage au baume, comme un hile irrégulier rappelant celui de certains grains d'amidon; le traitement par les acides laisse une légère couche grenue dont l'aspect est celui de certains précipités très fins.

(1) Il se peut qu'il y ait aussi du magnésium. Ce métal, en tout cas moins caractéristique, n'a pas été recherché.

(2) Ce muscle suspend le sac crayeux, *p*, à la branche trachéenne qui vient, de la trachée maitresse, se ramifier sur le tube digestif, au-dessous des appendices gastriques.

II. Observations diverses sur l'appareil malpighien des *Ptychopteridæ*.

A. Constitution générale, exception à la loi du nombre pair.

Les données précédentes établissent pour *Pt. albimana*, confirment pour *Pt. contaminata* que les tubes de Malpighi sont au nombre de cinq. On doit y distinguer avec GROBBEN une paire antérieure, une paire postérieure et un tube impair postérieur. Les tubes antérieurs sont courts et dissemblables dans la larve et dans l'adulte, la différence tenant à ce que, chez la première, ils sont transformés sur une partie de leur parcours en poche à calcaire. Les trois tubes postérieurs sont très longs et offrent sensiblement les mêmes caractères dans la larve et dans l'adulte; le tube impair est un peu différent des deux autres.

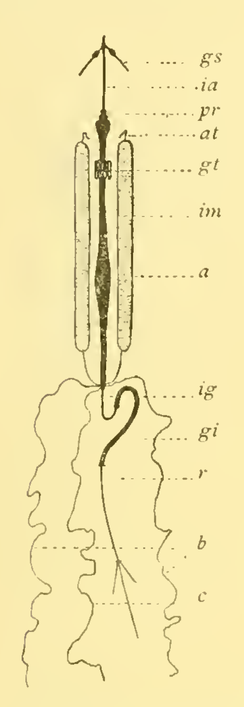


FIG. 1*t* Le tractus intestinal et ses dépendances chez les *Ptychopteridæ*; schéma selon VAN GEHUCHTEN retouché d'aprés les observations sur *Pt. albimana*.

a, tube de Malpighi antérieur, pair, à partie moyenne transformée en poche à calcaire; — *at*, appendice terminal de la poche ayant l'aspect des tubes de Malpighi ordinaires; — *b*, tubes de Malpighi postérieurs pairs; — *c*, tube postérieur impair; — *gi*, gros intestin; — *gs*, glandes salivaires; — *gt*, appendices gastriques; — *ia*, intestin antérieur; — *ig*, intestin grêle; — *im*, intestin moyen; — *pr*, proventricule; — *r*, rectum

Il ne peut être qu'avantageux, pour synthétiser la disposition générale de tout l'appareil malpighien, chez ces larves, de conserver le schéma proposé par VAN GEHUCHTEN, sauf les retouches exigées par les considérations ci-dessus développées. On retombe ainsi sur la FIG. 1*t*.

GROBBEN, qui a si bien défini la direction longitudinale des divers tubes de Malpighi, n'a point précisé la situation respective de leurs insertions sur l'intestin. Les FIG. 1 et 2 contiennent quelques données qui peuvent servir, sinon à fixer complètement les idées sur ce point, car il convient d'éviter une généralisation trop hâtée, du moins à fournir une première approximation. Remarquons que l'orientation de l'intestin, dans la coupe qui a fourni la FIG. 2, est connue, grâce à la présence du vaisseau dorsal *vd* et à celle de la chaîne nerveuse, celle-ci correspondant au repère ×.

D'après la FIG. 1, il existe une insertion solitaire, sans symétrique, sans satellite, qui ne peut être que celle du tube impair, comme on l'a admis dans la légende. Or, si l'on cherche sur la FIG. 2 une évagination épithéliale ayant les mêmes caractères, on ne la trouve que dorsalement : le tube impair est dorsal par son origine.

La même FIG. 2 montre que les quatre tubes pairs s'insèrent latéralement, deux à droite, deux à gauche, et la FIG. 1, que les deux tubes antérieurs comprennent entre eux le tube impair : d'où la conclusion que, par leur insertion, les tubes antérieurs sont latéro-dorsaux, et les tubes pairs postérieurs latéro-ventraux. La FIG. 1 est donc une vue dorsale; le tube impair *c* et les tubes antérieurs *a* s'y détachent au premier plan.

Au sujet du nombre cinq, qu'il attribue exclusivement à *Culex* et à *Psychodes (Psychoda)*, PACKARD fait observer qu'il constitue une remarquable exception à la loi d'après laquelle les tubes urinaires sont au nombre de deux ou d'un multiple de deux, chez les espèces oligonéphrétiques, et cette remarque est généralement reproduite par les auteurs qui ont écrit après lui. La loi est très ancienne; elle a été formulée par RAMDOHR en 1811, bien avant qu'aucune exception ne fut connue ([1]). Les deux exceptions sont manifestement citées d'après DUFOUR (51); mais à ce sujet quelques remarques sont nécessaires.

DUFOUR s'exprime catégoriquement à l'égard de *Culex*, dont il a étudié plusieurs espèces, et les observateurs qui ont disséqué depuis des représentants du même genre, ne parlent, non plus que lui, que de cinq tubes malpighiens : RASCHKE (87, *Culex nemorosus*, larve), THOMPSON (05, *C. stimulans* et *C. pipiens*, larves et adultes).

Au sujet de *Psychoda*, dont il a étudié les espèces *ocellaris* et *trifasciata*, DUFOUR déclare qu'il a trouvé tantôt cinq, tantôt quatre tubes, ce dernier nombre lui paraissant être la règle. Il est plus probable, d'après les travaux ultérieurs, que le genre renferme en réalité des espèces de l'un et de l'autre type : KOCH (13) vient de trouver le nombre quatre chez *Ps. albipennis* (adulte), tandis que DELL (05) a trouvé cinq dans *Ps. sexpunctata* (larve).

D'un autre côté, des additions doivent être faites à la liste des genres faisant exception à la loi du nombre pair.

Il y faut inclure les *Ptychopteridæ*, dont les espèces jusqu'ici explorées : *Pt. contaminata* (larve, GROBBEN). *Pt. albimana* (larve et adulte, ce travail) ont cinq tubes comme le genre *Culex*, et aussi, d'après une citation de DELL (05), les *Blepharoceridæ* ([2]), qui sont dans le même cas.

([1]) « Die Zahl der Malpighischen Gefassen ist stets zwei oder ein Multiplum von zwei » (RAMDOHR: *Ueber die Ernahrung der Insecten;* Reil's Arch., Jahrg. 1811, p. 62) cité d'après VENEZIANI (04).

([2]) DELL se réfère à une publication de FR. MÜLLER : *Contribution towards the history of a new form of larvæ of* Psychodidæ *from Brazil* [Trans. Ent Soc. London, 1895, p. 479]. Malheureusement ce travail, d'ailleurs très court, ne contient pas un mot de la question. DELL voulait évidemment en citer un autre, que je n'ai pas eu la satisfaction de rencontrer.

Enfin, les intéressantes publications d'ASSMUTH (10, 13) ont fait connaître dans le genre *Termitoxenia* un type à dispositions anatomiques profondément réduites, par adaptation à des conditions parasitiques exceptionnelles, où on ne trouve que trois tubes de Malpighi, un postérieur, deux antérieurs (¹). Le nombre impair pourrait ici s'expliquer par l'hypothèse que l'un des deux tubes typiques ne se serait pas dichotomisé.

B. Quelques remarques à propos du niveau d'insertion.

Le premier paragraphe consacré par DEEGENER aux tubes de Malpighi (13, p. 300) s'ouvre par les lignes suivantes : « Die Vasa Malpighii als Ausstülpungen des Enddarms nahe seinem vorderen Ende hinter dem « Imaginalring » sind für die Insekten so characteristisch, dass... ». Les tubes de Malpighi seraient donc toujours des évaginations de l'intestin postérieur, et des évaginations naissant en arrière de l'anneau imaginal postérieur. Une exception est signalée en note, d'après un manuscrit de W. HARTWIG (1911); elle est relative à la larve de *Pyrrhochroa coccinea* où « münden die sechs Malpighischen Schläuche auffallender Weise nahe der hinteren Grenze in den Mitteldarm ein » *(loc. cit.)*.

Il existait dans la littérature d'assez nombreux exemples de débouché médiintestinal.

D'abord celui de *Ptychoptera contaminata*. D'après le texte de VAN GEHUCHTEN (90), les tubes de Malpighi, dans cette espèce, « ne sont (donc) pas des dépendances de l'intestin terminal, mais bien de l'intestin moyen » *(op. cit.*, p. 98); sa fig. 133 montre à toute évidence que les cellules épithéliales parmi lesquelles s'ouvrent les « glandes annexes » (tubes de Malpighi antérieurs) ont les caractères des cellules médiintestinales, nullement ceux des cellules postintestinales.

Ensuite celui des coléoptères vésicants étudiés par BEAUREGARD, ainsi que VAN GEHUCHTEN a pris soin de le rappeler.

Les cas du même genre, où les images ne comportent aucune indécision, se multiplient à mesure que de nouveaux types sont explorés. Celui du *Thrixion* [PANTEL (98), p. 84, fig. 25] est tout aussi net que celui du *Ptychoptera*. Celui des Homoptères supérieurs, particulièrement à remarquer vu la difficulté et le nombre des explorations, ne laisse pas de doute,

(¹) Ceux-ci se termineraient, d'après l'auteur, par une dilatation ovalaire comparable à celle du *Thrixion*. Cette poche contiendrait-elle aussi du calcaire? Ce n'est pas invraisemblable et il y aurait un véritable intérêt à le vérifier par la dissection, si la taille exigue des espèces le comporte.

comme on peut le voir dans la Thèse si bien documentée de E. Licent [(12), voir spécialement la note p. 132].

Pour ce qui est des positions respectives des débouchés malpighiens et de l'anneau imaginal postérieur, ceux-là même qui considèrent ces débouchés comme postintestinaux reconnaissent qu'ils sont en avant de l'anneau. Le fait est classique pour les Muscides [1].

A côté des cas où les tubes de Malpighi débouchent en plein épithélium médiintestinal, il y en a d'autres où ils s'ouvrent exactement sur la ligne de séparation du médiintestin et du postintestin. Tel est celui des phasmes (de Sinéty (01), p. 36 et fig. 21), chez lesquels les cellules ciliées des tubes urinaires sont en contiguïté avec les cellules ciliées du médiintestin en avant, et avec les cellules nues du postintestin en arrière. Cette disposition, particulièrement fréquente à prendre dans leur sens le plus obvie les descriptions des auteurs et générale chez les orthoptères, sauf les grillons (Cuénot (95), p. 296), est au fond favorable à l'idée d'une insertion médiintestinale.

Certes, il existe aussi des exemples de débouché postintestinal, à commencer par celui de *Cryptops* (Balbiani), rappelé par van Gehuchten, à continuer par celui des grillons dont l'uretère commun débouche en plein intestin terminal (Cuénot, ibid.). Plusieurs d'entre eux exigeraient une discussion anatomique qui serait souvent malaisée, la limite entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur n'étant pas toujours facile à reconnaître, de l'aveu de tous. Ils sont de préférence interprétés dans le sens des doctrines embryogéniques en vogue. Sur ce terrain quelque peu réservé de l'embryogénie, la discussion des faits devient plus difficile ; sans y insister, ajoutons pour conclure ces simples réflexions :

1° L'anatomie montre l'existence non douteuse d'insertions médiintestinales ; c'est affaire à l'embryologie d'indiquer comment une telle disposition s'est établie secondairement, si elle n'est pas primitive.

2° Quelles que soient les apparences et quand même celles-ci parleraient à première vue pour l'insertion sur l'intestin postérieur, il y aura toujours à tenir compte de la bordure ciliée, qui offre les mêmes caractères sur les tubes urinaires et sur le médiintestin. Une telle ressemblance se comprend d'elle-même dans l'hypothèse d'une dépendance génétique, mais est difficile à expliquer sans elle. Malgré l'opinion générale que les bordures ciliées n'arguent pas par elles-mêmes une origine blastodermique déterminée [v. Prenant (04), p. 175] ; malgré l'opinion spéciale de Heymons (95)

(1) Puisque l'anneau imaginal marque le début du postintestin (Kowalewsky), il ne serait que logique d'attribuer au médiintestin ce qui le précède, comme le veut d'ailleurs l'histologie.

que, chez les insectes, le tractus intestinal tout entier dérive de l'ectoderme, on ne peut qu'être frappé du fait que les cavités sûrement ectodermiques portent bien des garnitures cuticulaires diversement modifiées, mais non des cils proprement dits. Citons comme exemple assez topique l'utérus postérieur de *Compsilura concinnata* [Pantel (09), fig. 48], dans lequel on remarque une pseudo-bordure en brosse, sans qu'il puisse venir à l'esprit de prendre cet effilochage cuticulaire pour un véritable système de prolongements cytoplasmiques, comme sont les cils malpighiens.

C. Structure larvaire.

a Tubes ordinaires (postérieurs).

Beaucoup de descriptions classiques attribuent aux tubes de Malpighi en général une structure assez complexe. Tunique péritonéale (un vrai mythe pour beaucoup d'entomotomistes), tunique moyenne (simple basale de l'épithélium glandulaire), tunique glandulaire ou épithéliale, tels seraient les constitutifs normaux, la tunique péritonéale servant d'ailleurs de support à des ramifications trachéennes, à des éléments nerveux et en plus à des fibres élastiques, musculaires, connectives.

La seule chose qu'on distingue bien, dans les organes qui nous occupent, et qui s'y étende d'un bout à l'autre, c'est une couche épithéliale. Il s'y ajoute localement, par apposition extérieure, des éléments divers, parmi lesquels il nous importe davantage de remarquer certaines terminaisons de fibres musculaires.

1° *Épithélium fondamental.* — Les cellules épithéliales présentent quelques différences dans le tronçon proximal, qui dans l'ensemble est plus étroit, plus uni, incolore, et dans la région distale (1) qui est plus large, un peu inégale dans son contour général (bosselures moins accentuées que dans beaucoup d'autres espèces) et pigmentée.

Dans le tronçon proximal le corps cytoplasmique est moins développé en hauteur. Le noyau est souvent arrondi et relativement petit (8.8, 10.10, 12.10 μ); son contour est arrêté par une membrane distincte, bien que très fine; l'élément nucléaire est disposé en réseau irrégulier plutôt qu'en anses ou en cordons de largeur uniforme; tout l'ensemble indiquerait un noyau jeune, peu évolué.

(1) Il y aurait à faire quelques remarques spéciales sur le tronçon terminal des tubes pairs, mais cela nous entraînerait dans des descriptions de détail qui n'ont pas été le but de cette étude essentiellement sommaire.

Dans les parties distales, les corps cellulaires sont irréguliers et proéminent inégalement dans la cavité. Les granules pigmentaires y sont distribués de manière à dessiner tantôt de grandes plages peu chargées, tantôt des amas plus denses dont les principaux réservent en général des surfaces ovalaires absolument libres et claires, comme des fenêtres qui correspondent aux noyaux. Ceux-ci sont très généralement ovales et beaucoup plus grands que ceux du tronçon proximal (22.14, 26.22, 30.10, 24.24 μ); la membrane est indistincte, l'élément nucléaire est sous forme d'anses épaisses et serrées.

Mêlées aux cellules évoluées on en trouve d'autres, que tout porte à considérer comme cellules jeunes. Leur corps cytoplasmique est aplati, dépourvu de granules pigmentaires et de bordure ciliée; leur noyau a les caractères décrits à propos du tronçon proximal.

2° *Terminaisons musculaires*. — Lorsqu'on étudie en vue superficielle des tubes de Malpighi préparés *in toto*, convenablement colorés et pas trop chargés de pigment, il est fréquent d'y remarquer un système de minces filaments longitudinaux, droits ou un peu flexueux, basophiles, dont la FIG. **8** peut donner une idée. Ils n'existent que par places, mais peuvent s'étendre très loin avant de disparaître. Ils montrent parfois une tendance à décrire une spirale lâche. Si on les poursuit dans la direction suivant laquelle ils deviennent plus robustes, on aboutit à une fibre musculaire flottante, rompue dans le manuel opératoire, qui rattachait le tube à d'autres organes. Cette sorte d'effilochage fibrillaire est une véritable terminaison différenciée (on le verra mieux à propos de la poche à calcaire) qui fixe la fibre musculaire et distribue sur un grand nombre de points son action dynamique. Entre les fibrilles il existe souvent des anastomoses. Le système constitue en réalité un fin réseau, généralement visible comme tel à son origine, mais ne montrant distalement que des éléments longitudinaux.

b. Tubes calcifères (antérieurs).

1° *Partie sacciforme*.

La poche à calcaire n'étant, d'après ce qui a été établi, qu'une différenciation locale et temporaire d'un tube de Malpighi, il était à prévoir que l'on verrait intervenir dans la constitution de sa paroi des matériaux anatomiques connus, bien que modifiés, plutôt que des éléments nouveaux. Effectivement, le fond en est toujours représenté par des cellules épithé

liales, et le principal facteur qui attire l'attention après celui-là correspond aux terminaisons musculaires dont il vient d'être question. Il convient d'examiner ces deux constitutifs un peu en détail, en raison même de l'importance et des allures si particulières de toute la formation.

α. Épithélium.

Rappelons qu'avant son mémoire fondamental sur l'épithélium intestinal de *Ptychoptera contaminata*, le prof. VAN GEHUCHTEN en avait consacré un premier, de proportions plus réduites, aux noyaux de la - Glande annexe - (89). Celui-ci avait directement pour but d'étudier les anses remarquables formées par l'élément nucléaire et d'appuyer sur leur mode de distribution la notion d' - axe organique du noyau - due à CARNOY. Incidemment le savant professeur fait remarquer que - la paroi de la glande est formée d'une seule couche de cellules volumineuses, polygonales, visibles à l'œil nu, de près de 1^{mm} de diamètre - *(op. cit.*, p. 181) C'est en effet tout ce qu'on voit dans beaucoup de préparations.

Le corps cellulaire. – La partie cytoplasmique, dans les éléments de cette couche, est une lame très étalée en surface et très réduite en épaisseur. En prenant pour diamètre moyen dans les deux sens 700 μ (mensurations de VAN GEHUCHTEN) et pour hauteur 5, on peut dire qu'il s'agit de corps cellulaires 140 fois plus longs ou plus larges que hauts. La FIG. 6, empruntée à une coupe transversale de la poche, qui a intéressé un noyau, donne une idée de cet état pelliculaire. Les coupes de ce genre n'ont jamais montré, sans doute faute d'une technique tout à fait convenable à l'objet, de structure cytoplasmique un peu nette : on n'y voit qu'une lame à peu près homogène, délimitée en dehors et en dedans par une membrane peu distincte; les limites intercellulaires ne sont pas visibles.

Les bonnes préparations *in toto*, où les cellules sont vues de face, laissent voir des trabécules cytoplasmiques et des sphérules ou granules pigmentaires, celles-ci de taille variée mais toujours très petites, brunes par transparence, de même aspect que celles des cellules malpighiennes ordinaires : nouvel argument intrinsèque et d'ordre cytologique, pour établir que la poche est une partie de tube rénal. Ces granules sont réunis en essaims assez denses et localisés, ou au contraire très clairsemés, FIG. 7. Sont-ils assez abondants, à les prendre en totalité, pour que, en supposant la cellule ramassée sur elle-même, ils lui communiquent une teinte macroscopique obscure

comparable à celle des cellules malpighiennes communes? Cela paraît douteux. Mais la question de quantité est secondaire ici. Outre que les tubes de Malpighi ordinaires ont des cellules très inégalement partagées en fait de pigment, on conçoit que la seule chose caractéristique pour ces sortes d'éléments, c'est l'aptitude à en élaborer.

Bien que fonctionnellement rénal, celui qui nous occupe ne porte, à sa face libre interne, aucun vestige de bordure ciliée, FIG. 6. L'absence temporaire de cette formation, dans une cellule épithéliale qui en est typiquement munie, n'est pas un fait nouveau ; le mémoire de VAN GEHUCHTEN (90) en signale précisément des exemples dans l'épithélium intestinal de *Ptychoptera*. Les cils sont des organites essentiellement caducs, mais remplaçables par différenciation des trabécules cytoplasmiques de la zone sous-jacente. Ce qu'il y a de remarquable dans notre cas, c'est que l'état glabre se prolonge autant que la période d'activité calcigène.

Ce fait n'est pas pour donner beaucoup de force à certaines hypothèses par lesquelles on a cherché à assigner un rôle aux plateaux striés ou bordures en brosse. Rappelons, parmi les plus vraisemblables, celle de VAN GEHUCHTEN (90) qui en fait des moyens de protection mécanique. Une telle protection apparaît comme bien plus nécessaire là où les cellules sont en conflit perpétuel avec des corpuscules sans nombre et toujours agités, que là où elles tapissent une cavité régulièrement vide de matières solides, et pourtant, chez *Ptychoptera*, les cellules de la poche à calcaire sont nues, tandis que celles des tubes de Malpighi ordinaires portent une abondante chevelure.

Encore moins la perte des cils se concilierait-elle avec l'idée, d'ailleurs quelque peu surprenante, de VENEZIANI (04), d'après laquelle les cils ne seraient pas des filaments pleins, mais bien des tubes creux servant à l'expulsion des produits liquides élaborés par la cellule. Cet observateur est le premier à admettre, et probablement avec raison, que les excréta solides, présents à un moment donné dans la lumière du tube de Malpighi, n'ont préexisté dans l'intérieur de la cellule excrétante qu'à l'état de constituants liquides : ne devrait-on pas s'attendre à voir les instruments de déversement de ces produits conservés, au lieu d'être éliminés?

Le noyau. — Le noyau se présente d'ordinaire comme une vésicule arrondie ou ovalaire, affleurant sensiblement les surfaces externe et interne de la cellule et, malgré sa forme lenticulaire très accusée, faisant une forte saillie dans la cavité de la poche, FIG. 6. La surface libre de cette proémi-

nence est fréquemment bosselée et irrégulière, comme dans le cas dessiné, circonstance explicable par le fait que la très mince pellicule cytoplasmique sus-jacente au noyau se moule sur ses détails internes, comme ferait une toile fine jetée sur un amas d'objets irréguliers.

Le type de la structure interne est celui-là même qui a été décrit et figuré en détail par VAN GEHUCHTEN dans l'épithélium intestinal et qui a été sommairement signalé, au paragraphe précédent, dans les tubes de Malpighi ordinaires. La plus grande partie, peut-être la totalité de la chromatine se présente sous la forme de masses discrètes paraissant comme enrobées dans l'épaisseur même de gros cordons achromatiques, d'un diamètre assez uniforme, qui s'infléchissent et se contorsionnent diversement. L'arrangement des masses chromatiques est souvent très régulier et donne lieu, surtout par places, aux apparences bien connues de striation transversale [1]. Il existe en général un corps nucléolaire tantôt simple, tantôt représenté par des corpuscules distincts, rapprochés ou éloignés. Le cordon chromatinifère n'est pas continu, mais scindé en tronçons ou anses, qui, vu la forme déprimée de l'ensemble, tendent à se projeter sur un même plan et peuvent par suite être suivis et individualisés avec une aisance exceptionnelle, FIG. **13**, **14**, **15**. Le nombre des anses est variable [2].

On observe dans les noyaux d'une même poche de grandes différences paraissant se rattacher au stade évolutif. Ceux qui semblent devoir être considérés comme jeunes constituent l'exception et sont disséminés par unités au milieu des autres; ils sont petits et de contour souvent arrondi ou ovalaire (12.10 μ); ils paraissent avoir une membrane très délicate. Les ordinaires, visiblement plus évolués, sont beaucoup plus grands, à contour

---

(1) Il est assez ordinaire que certaines anses offrent une striation on ne peut plus correcte alors qu'on ne voit sur les autres qu'une distribution plus ou moins confuse des corpuscules chromatiques. La différence tient quelquefois, souvent si l'on veut, aux insuffisances de la technique, aux effets de raccourci et à d'autres circonstances de l'observation, mais il paraît difficile d'accepter qu'elle ne traduise pas, au moins pour partie, des dispositions objectives.

En tout cas, les stries transversales offrent des irrégularités, et il y aurait à examiner jusqu'à quel point elles se laissent résoudre dans le sens indiqué à propos du *Thrixion* (PANTEL, 98).

(2) Les questions de cytologie soulevées par un examen même cursif de ces noyaux sont aussi nombreuses qu'intéressantes. Pour n'en signaler qu'une, il importerait de déterminer les rapports que les anses peuvent avoir avec les chromosomes somatiques de l'espèce. Malheureusement, leur variabilité en nombre laisse peu d'espoir d'aboutir à une conclusion ferme à cet égard.

Remarquons encore qu'il s'agit de noyaux très différenciés, qui pourront bien subir des divisions acinétiques, mais non des caryocinèses; dès lors la question de l'axe organique, dans laquelle est impliquée l'orientation du futur fuseau de division, ne semble pas conserver ici toute son importance.

le plus souvent ovale, exceptionnellement rond (22.18, 30.20, 20.20 μ); on n'y distingue pas de membrane, seulement l'ensemble des anses parait comme retenu par la paroi d'une vacuole cytoplasmique et plongé dans un caryoplasme légèrement colorable [1].

β. Réseaux de renforcement.

Lorsque, dans une préparation *in toto* bien colorée, on met au point sur la surface supérieure ou la surface inférieure (les deux sont également faciles, tant la pièce est mince), on se trouve en présence de grands réseaux formés de filaments, FIG. **7**, **13**, ou de bandes étroites, FIG. **11**, qui s'anastomosent en circonscrivant des mailles de toute forme et de toute grandeur. Filaments ou bandes sont tendus sur la basale épithéliale, homogènes, basophiles, sans noyaux accolés à l'extérieur ni renflements pouvant faire soupçonner des noyaux intérieurs. De légers épaississements nodaux indiquent qu'ils forment un plan unique de fibrilles anastomosées.

La nature de ces fibrilles n'est pas immédiatement évidente, mais des régions comme celle que reproduit la FIG. **10**, où l'on ne saurait méconnaître la formation des premières mailles d'un réseau aux dépens d'une fibre musculaire *m*, montrent qu'il s'agit de systèmes anastomotiques correspondant simplement aux terminaisons musculaires signalées au paragraphe précédent.

Une même poche porte autant de terminaisons réticulaires qu'elle reçoit de fibres viscérales d'attache. Chacune d'elles s'étend sur un territoire considérable, mais limité, semble-t-il, car en explorant toute la surface d'une poche on y constate des places vides; celles-ci sont relativement peu étendues, si bien que l'on peut considérer l'ensemble des réseaux comme formant une armature presque généralisée.

Les réseaux prennent-ils une allure spéciale à leurs confins? Il n'a pas été possible de le reconnaître. Il faut en tout cas signaler de remarquables terminaisons que présentent individuellement quelques fibrilles à l'intérieur même des mailles, FIG. **11**, α, β, γ. Le type le mieux caractérisé de ces délicates formations paraît être un pinceau de fins filaments issus d'une fibrille relativement robuste, qui se prolonge un peu à l'intérieur d'une maille, α, ou s'arrête à un nœud, β.

Sûrement musculaires par leur centre génétique, ces réseaux le sont-ils aussi par leur constitution histo-chimique actuelle et par leurs aptitudes

[1] L'apparence de coloration peut bien n'être due, pour une mise au point donnée, qu'à l'influence optique des anses colorées qui sont au-dessous ou au-dessus,

fonctionnelles? Quelques indices tendraient à faire admettre comme plus probable une différenciation en armature de renforcement ou de soutien, où l'élasticité et la résistance aux distensions semblent bien prédominer sur la contractilité. On pourrait en conséquence les considérer comme des formations élastiques, pourvu que demeure écartée toute idée d'homologie avec les éléments qui ont reçu ce nom chez les vertébrés.

On peut considérer comme des indices favorables à l'hypothèse d'une différenciation dans le sens indiqué : l'homogénéité structurale, une basophilie très prononcée et surtout une remarquable survie après la destruction du centre génétique correspondant.

Le fait de la survie paraît ressortir des conditions particulières auxquelles se rapporte la FIG. 10. Cette figure a été fournie par une poche qui accidentellement avait conservé son état larvaire chez un adulte, mais après avoir forcément perdu par voie d'histolyse toutes ses attaches aux organes larvaires. Il résulte de là que la fibre *m*, une de ces attaches, n'a pas été rompue mécaniquement au moment de la dissection, mais avait été rompue physiologiquement longtemps auparavant, par suite de son état histolytique. Et dès lors le réseau, qui est manifestement intact et pareil en tout a ceux que l'on observe chez les larves, peut être considéré cytologiquement comme en survie.

Les FIG. 11, 12, empruntées à la même pièce et correspondant aux mêmes conditions, confirment la parfaite correction des structures. La FIG. 12, d'une allure un peu spéciale, est en réalité réductible à la FIG. 10. Il s'agit encore de la région d'origine d'un réseau ; mais ici l'élément musculaire qui fournit les filaments à anastomoses n'est plus représenté par un tronçon de fibre encore reconnaissable à sa forme, il l'est par un amas de substance irrégulièrement amoncelée, provenant suivant toute vraisemblance d'une forte fibre qui, au moment où elle s'est rompue, possédait assez d'élasticité et de plasticité pour se ramasser contre l'organe où des attaches saines la retenaient. La préparation montre plusieurs autres images du même genre, où la masse de substance rétractée est encore plus étendue et plus irrégulière.

Admettrait-on que les réseaux décrits soient des formations élastiques, ils ne correspondraient pas aux fibres de ce nom signalées par les auteurs dans les tubes de Malpighi, puisque celles-ci, telles du moins qu'elles sont admises par VENEZIANI (04), se trouveraient dans un autre plan que les fibres musculaires.

Un rapprochement serait plutôt indiqué avec les fibres élastiques du péricarde (GRABER), dont les caractères ont été récemment précisés par ZAWARZIN (11), dans son intéressant travail sur le vaisseau dorsal des larves de *Æschna*. Dans sa figure de texte 8, cet auteur fait très bien ressortir la différenciation à la fois structurale et chromasique qui saisit, à un niveau donné, les faisceaux d'un muscle aliforme : ces faisceaux sont demeurés incolores dans leur partie striée et ont pris le bleu de méthylène (coloration vitale) dans les éléments homogènes, anastomotiques, qui les prolongent en direction distale. Dans ce cas, la différenciation du réseau terminal, par rapport à sa cellule d'origine, est brillamment accusée par la chromasie; dans celui de notre FIG 10 elle l'est principalement par la résistance aux causes d'altération.

γ. Processus probables de la différenciation.

Il résulte de l'exposé qui précède que la paroi de la poche à calcaire contient bien des éléments de même sorte que la paroi d'un tube malpighien ordinaire et que, par suite, son état si spécial ne peut être dû qu'à une différenciation. Cherchons à préciser le sens au moins probable des processus différenciateurs, en définissant quelques-unes des circonstances qui semblent y devoir intervenir.

Modification des cellules épithéliales. — Il est manifeste qu'une cellule malpighienne ordinaire couvre moins de surface, sur la paroi du tube, mais fait plus de saillie dans la lumière qu'une cellule de la poche de même volume somatique, c'est-à-dire ayant même quantité de cytoplasme excréteur. Pour passer de celle-là à celle-ci, il faudrait l'aplatir, ou plutôt, car un véritable aplatissement n'est pas concevable en l'espèce, la distendre par ses bords latéraux, suivant la surface limitante du tube.

La pression interne qui doit résulter de l'accumulation du calcaire est précisément de nature à produire une distension de ce genre, et point de doute qu'il ne faille la considérer comme un facteur important dans le déterminisme immédiat de la modification ici étudiée. Chez les Tachinaires, où l'on trouve des poches à calcaire de toute grandeur, on remarque en effet que la dilatation et l'amincissement des parois vont de pair avec l'augmentation dû contenu.

Mais l'apparition du calcaire dans la cavité suppose elle-même une modification préalable d'ordre physiologique, une modification des pro-

priétés excrétrices, rendant la cellule apte à élaborer du calcaire au lieu d'urates ou d'autres produits : nous sommes conduits à admettre comme point de départ une modification d'ordre intime qui échappe par sa nature à l'observation. La distension mécanique entre ensuite en jeu.

Son genre d'action est tel que l'on pourrait se demander si elle ne doit pas gêner la fonction au lieu de la favoriser, si elle ne tend pas à faire considérer la poche comme un simple réservoir d'emmagasinage, non comme un organe actif d'élaboration excrétrice.

Elle est probablement l'un et l'autre. On peut même concevoir que l'état de choses réalisé sous l'influence des causes mécaniques soit favorable au fonctionnement. Relativement au calcaire, une des formes des déchets métaboliques ou de l'épuration organique, les cellules élaboratrices ne se trouvent pas dans d'autres conditions que relativement à un urate ou à un oxalate : elles restent des filtres physiologiques soutirant à l'hémolymphe des matériaux bruts déterminés et rejetant dans la cavité qu'elles circonscrivent d'autres matériaux, ceux-ci élaborés et n'ayant à subir *extra cellulam* que de légères transformations physio-chimiques pour se précipiter à l'état de concrétions solides [1]. Ces processus se présentent à l'esprit comme devant être favorisés à la fois par la largeur des cellules, dont dépendent les surfaces de filtration, et par leur profondeur, à laquelle doit être lié, semble-t-il, le travail interne de l'élaboration. Il doit exister pour chaque cas une combinaison optima de ces deux caractères antagonistes et on conçoit comme possible que, pour les cellules à calcaire, le facteur *surface* prédomine avantageusement sur le facteur *profondeur* : il suffit d'admettre que le travail d'élaboration intracellulaire soit particulièrement simplifié, ce qui dépend de la nature des matériaux fournis par l'hémolymphe. L'hypothèse acceptée, on arriverait à cette conclusion que la distension des cellules favorise la production du calcaire, en même temps qu'elle donne la poche pour l'emmagasiner.

L'amincissement des cellules amené par leur distension est accompagné de la chute de la bordure ciliée. On peut l'attribuer avec assez de vraisemblance à l'incompatibilité entre ces accessoires particulièrement vulnérables et des granules solides que leur petitesse et la présence du liquide interstitiel où ils baignent vouent à l'agitation du mouvement brownien. Au surplus, il s'agit là d'un accident qui laisse intacte l'aptitude de la cellule à développer en temps opportun de nouveaux cils.

---

[1] Il ne semble pas que chez les insectes il se forme de telles concrétions à l'intérieur des cellules.

Modification des terminaisons musculaires. — Moins simple à analyser dans le détail, la modification des terminaisons musculaires peut toutefois se concevoir comme le résultat d'un travail complexe où interviennent, avec la distension de l'épithélium, des phénomènes de croissance et de différenciation.

La distension épithéliale a sa part. Les terminaisons paraissent avoir typiquement la forme d'un réseau anastomotique appliqué sur la basale et y adhérant, dans lequel la forme des mailles doit être solidaire de certains changements subis par le substratum. Que celui-ci s'allonge, comme c'est le cas des tubes de Malpighi ordinaires, les mailles s'étireront en longueur et leur ensemble tendra à se présenter comme un simple système de filaments longitudinaux; qu'il s'étende en tout sens, ce qui est le cas de la poche, les mailles doivent s'ouvrir et s'agrandir.

Mais ce changement de forme dans les mailles ne paraît pas suffisant pour rendre compte de l'envahissement presque complet de la surface externe de la poche par les systèmes réticulés, surtout si l'on remarque que leur ensemble constitue en réalité une armature à peu près générale, particulièrement adaptée à la fonction de l'organe. Il est assez plausible de supposer en plus des phénomènes de croissance, qui peuvent bien d'ailleurs avoir pour point de départ l'excitation mécanique produite par la distension.

Il est nécessaire enfin de faire une part à la différenciation évolutive, surtout si l'on accepte l'hypothèse de la transformation élastique.

Sous l'influence combinée de ces causes et des autres qui nous échappent, il se constitue une armature déjà remarquable morphologiquement, dont la résistance vient en aide à celle de la paroi épithéliale, et dont l'élasticité peut favoriser en temps opportun l'expulsion du contenu.

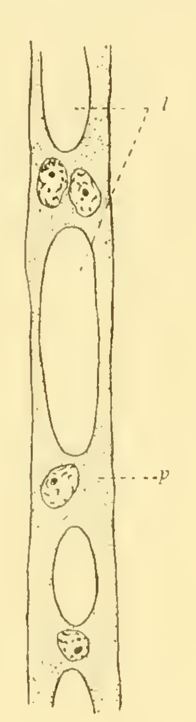


Fig. 27. Partie du tronçon proximal en coupe optique, dans les tubes calcifères.
l, lumière du tube, représentée par des cavités de clivage distinctes; — *p*, protoplasme d'aspect syncytial.

2° *Parties non modifiées.*

Le tronçon proximal donne lieu à quelques constatations intéressantes.

La lumière paraît y être incomplètement déve-

loppée et formée de tronçons à bouts arrondis, que séparent d'épaisses cloisons pleines; dans celles-ci sont localisés les noyaux, tantôt par unités, tantôt par groupes de deux, FIG. 2*l*; c'est une disposition probablement à interpréter comme un stade embryonnaire, si l'on se rappelle que les tubes de Malpighi proviennent de cordons cellulaires d'abord pleins, clivés ensuite axialement (Weismann) [1]. Elle explique pourquoi le produit d'excrétion s'accumule dans la poche, malgré l'élasticité de la paroi qui tendrait à l'expulser.

Les noyaux sont ovales ou un peu irréguliers, petits (10.6, 9.7, 12.5... μ); la membrane y est distincte.

L'appendice terminal a toutes les apparences extérieures des parties pigmentées des tubes postérieurs. Mais il faut dire que son étude histologique est rendue difficile, dans les préparations *in toto*, par l'abondance du pigment et qu'il n'a pas été étudié en coupe. Le fait que la cavité de la poche se montre nettement arrondie en avant comme en arrière tendrait à faire soupçonner une occlusion au moins locale de la lumière.

D. Structure imaginale.

a. Tubes postérieurs.

L'aspect général des tubes postérieurs est très sensiblement le même chez l'adulte que chez la larve; il n'y a pas jusqu'aux différences de calibre et de teinte, observables entre tubes pairs et tube impair, qui ne se maintiennent après la nymphose. Pourtant l'examen détaillé montre qu'il s'est produit quelques changements, surtout dans les noyaux.

Sur le tronçon proximal, toujours caractérisé par l'absence totale ou la rareté des granules pigmentaires, les noyaux sont plus nombreux et plus grands que chez la larve (20.20 μ fréquemment, 14.10 ou chiffres voisins rarement). Dans la région pigmentée ils sont au contraire un peu plus petits que dans la région larvaire correspondante (28.16, 28.14... μ), beaucoup plus nombreux et à structure chromatique plus serrée, bien qu'au fond du même type.

Les tubes observés *in toto* montrent, dans cette même région, d'assez nombreuses plages dépourvues de pigment. Les coupes transversales correspondantes ont un aspect très particulier, rappelant un fer à cheval dont

(1) Il est juste d'ajouter qu'on trouve des régions où la lumière est mieux formée; les noyaux se montrent alors dans l'épaisseur d'une couche protoplasmique pariétale, non dans une cloison transversale.

les branches, épaisses et garnies de cils, seraient réunies par un pont mince et dépourvu de bordure en brosse, où l'on observe parfois un noyau. Il s'agit presque sûrement d'un stade de ces cellules jeunes signalées par Berlese (09, p. 787) et desquelles il dit qu'elles n'ont ni bordure ni cils. Ce qu'il importe surtout de relever ici, c'est le fait de leur fréquence : on en trouve jusqu'à deux sur une coupe, en alternance avec des cellules ciliées, d'où des images assez insolites montrant des protubérances épaisses et garnies de cils, reliées par des cordons minces et nus. Cette fréquence, de même que la densité des noyaux sur une étendue donnée, témoignent d'un mouvement de multiplication cellulaire sur lequel nous aurons à revenir.

Il existe de très élégantes terminaisons musculaires dont l'état réticulé est on ne peut plus net, mais d'une richesse et d'une allure générale qu'on n'observait pas chez la larve.

b. Tubes antérieurs.

Les tubes antérieurs sont tout à fait semblables aux postérieurs.

Les noyaux donnent lieu aux remarques générales déjà faites à propos de ceux-ci. Dans le tronçon proximal ils sont plus nombreux, plus grands, un peu plus souvent ovales que chez la larve [18.18, 18.14, 16.12... μ (chiffres fréquents), 10.10 (rare)]. Dans la région pigmentée dérivée du sac, ils paraissent particulièrement abondants et petits par rapport à ceux du sac lui-même (24.18, 22.16, 20.14... μ).

La même région montre, disséminées, quelques cellules jeunes à noyau petit, plates, dépourvues de pigment et de bordure ciliée, fig. 17. On y observe aussi, au moins dans le cas d'individus jeunes et chez lesquels les mouvements de la nymphose peuvent être considérés comme n'ayant pas pris fin, des indices de division directe.

Aucune terminaison musculaire n'a été reconnue.

E. Modifications nymphales.

a. Dans les tubes postérieurs.

A titre d'orientation préalable il convient de rappeler, d'après les données de la littérature, comment se comportent, à la nymphose, les tubes de Malpighi des diptères en général.

Parmi les Brachycères, ce sont surtout les Muscides *(Calliphora, Musca)*, puis *Eristalis* (Syrph.) qui ont été étudiés.

Au sujet des premiers, LOWNE (92-95), HEWITT (10) pensent que les tubes larvaires disparaissent et par suite que les tubes imaginaux sont néoformés. VAN REES (88), tout en reconnaissant que les stades observés par lui étaient insuffisants pour fixer complètement les idées, avait, au contraire, admis comme très probable une régénération au moins partielle des cellules larvaires, avec intervention de divisions cellulaires et élimination de quelques éléments. PÉREZ (10) précise beaucoup la marche des phénomènes et arrive à des conclusions qui confirment l'idée fondamentale de la persistance. Il constate au début de la nymphose un ensemble de symptômes ayant de la ressemblance avec des symptômes atrophiques — l'idée d'atrophie véritable ou d'état maladif est explicitement écartée —, qu'il considère comme un affaiblissement de la différenciation. Cette phase est suivie d'un retour de différenciation progressive, en sorte que les tubes larvaires « deviennent, en quelque sorte sans perte et sans déchet, les tubes imaginaux » *(op. cit.*, p. 116).

VANEY (02) a trouvé que, chez *Eristalis*, les cellules malpighiennes larvaires s'isolent et se disséminent dans l'intérieur de la pupe : il admet une histolyse proprement dite.

Les premières données que l'on possède sur les Nématocères concernent les genres *Simulium*, *Chironomus*, *Psychoda*, et sont dues également à VANEY (02) : dans tous ces genres les tubes malpighiens passent de la larve à l'adulte sans aucune transformation. Même chose chez *Culex* d'après THOMPSON (05).

Venons à notre objet. Les tubes postérieurs conservent très visiblement leur identité et un même aspect sous les trois états : larvaire, nymphal et imaginal, ainsi que nous avons eu occasion de l'énoncer à plusieurs reprises. On peut donc dire qu'ils suivent la règle jusqu'ici trouvée exacte pour les autres Nématocères, en tant qu'elle exclut une désagrégation des éléments ou une histolyse générale. Hâtons-nous seulement d'ajouter que, pour tenir compte soit des différences relevées ci-dessus chez l'adulte, par rapport à la larve, soit des particularités directement observées chez la nymphe, il faut admettre aussi, semble-t-il, un remaniement structural qui s'accompagnerait d'un abandon d'éléments usés.

Un remaniement dans le sens indiqué par PÉREZ rendrait bien compte de la coexistence, chez la nymphe, d'apparences contrastantes d'altération et d'état sain ; le seul motif de faire des réserves est le trop petit nombre d'observations faites et, notamment, le manque d'étude par coupes. Dans

le tronçon proximal, qui se prête le mieux à l'observation *in toto*, grâce à l'absence de pigment, les corps cytoplasmiques ont perdu toute structure définissable et la lumière est oblitérée, alors que les noyaux ont l'aspect normal et une colorabilité franche. La modification du cytoplasme se traduit à la dissection par un état de flaccidité et d'atonie qui ferait croire à des organes morts, quand à côté l'intestin, par exemple, est en pleine prospérité.

On remarque d'autre part, dans la région pigmentée, des noyaux dont l'altération profonde ne peut se terminer que par la résorption. Ce sont surtout des noyaux pycnotiques transformés en masses plus ou moins compactes, parfois aplatis en écaille; le voisinage immédiat de noyaux normaux ne permet pas d'expliquer ces images par un accident de technique.

Quant aux terminaisons musculaires, celles de la larve suivent le sort des fibres dont elles dépendent : elles se morcellent et se résorbent sur place, après avoir pris une teinte brune qui les fait ressortir et qui se remarque aussi sur les trachées en voie d'histolyse. Cette communauté de teinte serait favorable à l'idée qu'elles pourraient être différenciées en tendons élastiques, comme les réseaux de la poche à calcaire, et que les différenciations élastiques, chez les insectes, ne seraient pas sans analogie avec les différenciations chitineuses, ainsi qu'on l'a dit.

Les terminaisons vues chez l'adulte sont de nouvelle formation. Elles dépendent de liaisons anatomiques imaginales, nécessairement différentes des liaisons correspondantes larvaires, et supposent de nouveaux bras musculaires entrés en rapport avec le tube de Malpighi [1].

b. Dans les tubes antérieurs.

1° *Dans les parties non calcifères.*

A une époque qui paraît un peu variable, mais qui se place en tout cas à la fin de la période larvaire ou au début de la nymphose, il faut admettre que la lumière axiale se complète dans le tronçon proximal, et peut-être aussi dans le tronçon apical. La suppression des cloisons dans le tronçon proximal est la condition pour que le calcaire puisse être expulsé de la poche. Le phénomène n'a pas été suivi.

---

[1] Les attaches musculaires sont beaucoup plus nombreuses chez la larve que chez l'adulte, aussi la préparation des organes est-elle plus aisée dans le cas de celui-ci.

A cette circonstance près, les parties non calcifères des tubes antérieurs sont tout à fait comparables aux parties correspondantes des tubes postérieurs.

2° *Dans la poche à calcaire.*

Après avoir cherché précédemment à nous rendre compte de la différenciation de la poche, nous aurions à analyser ici le travail inverse de réintégration qui redonne la structure malpighienne typique. Peut-être est-il assez inexact de parler de réintégration, car on ne va pas retomber sur les structures larvaires : c'est une réintégration compliquée de modifications nymphales, se terminant aux caractères imaginaux d'un tube malpighien ordinaire. A défaut d'une exécution détaillée de ce programme, nous passerons en revue quelques faits constatés et en indiquerons quelques autres d'un caractère douteux, ou impliquant des lacunes qui restent à combler par des observations plus complètes.

α. **Expulsion du calcaire, signification de ce produit.**

Le contenu de la poche disparaît à la nymphose, ainsi qu'il a été sommairement indiqué dans la première partie du travail. C'est le premier acte des modifications qui amènent le tube calcifère à l'état de tube urinaire banal.

Il n'y a pas dissolution sur place, mais passage en nature dans l'intestin, et de là expulsion à l'extérieur. Le passage n'a pas été saisi sur le fait; pourtant un ensemble de circonstances tend à faire supposer qu'il se fait en masse, pour la très grande partie du contenu, comme dans le cas décrit par E. Licent (12) chez les *Cercopidæ*, où l'anse médiintestinale excrétrice, après avoir emmagasiné du calcaire durant toute la vie larvaire, se vide comme sur un signal donné dans l'intestin postérieur, à la fin de cette période. Les observations faites manquent de précision sur le moment où le calcaire abandonne la poche et sur celui où il est expulsé de l'organisme ; tous les deux paraissent assez variables. La poche se vide souvent avant la transformation en nymphe, mais celle-ci échoue fréquemment en captivité et l'on peut se demander si l évacuation est normale dans ces conditions, ou accidentelle. Le contenu crayeux peut séjourner partie dans l'intestin moyen, partie dans l'intestin postérieur durant toute la nymphose ; il peut même refluer de l'intestin moyen dans les cinq tubes de Malpighi, les parties pigmentées montrant de ce fait des marbrures blanches sur fond

brun-rouge. Cet état de choses s'est présenté plusieurs fois chez des adultes récemment éclos.

Quoi qu'il en soit des circonstances de détail, l'expulsion définitive du calcaire suffit à montrer que la fonction calcigène est exclusivement larvaire : c'est une des formes de l'élimination excrétrice, qui était liée chez la larve à certaines conditions de vie, sans doute à une surabondance de composés calciques dans l'aliment, et qui prend fin simplement au moment où ces conditions vont être remplacées par d'autres. Il serait assez inutile après cela de rechercher quel peut être le rôle des carbonates dans un tube de Malpighi ; cela équivaudrait à rechercher celui des urates ou des oxalates.

Nous arrivons ainsi sur ce point à une conclusion différente de celle que Vaney (00, 02) a énoncée en général, en partant de ses observations sur *Stratiomys* : « les deux tubes internes (de *Stratiomys*) ne sont plus des organes d'excrétion plus ou moins chargés d'urates, mais des organes contenant une réserve de calcaire... chez quelques larves de Diptères certains tubes de Malpighi peuvent partiellement *(Eristalis, Thrixion)* ou totalement *(Stratiomys)* servir d'organes de réserve de calcaire. Mais cette nouvelle fonction de quelques tubes de Malpighi ne se trouve pas limitée à ce groupe d'Insectes » (02, p. 119). Le rôle de *réserve* est en opposition avec le fait que le calcaire s'accumule de plus en plus jusqu'au moment où il est totalement expulsé, et il ne semble pas nécessaire de parler de *fonction nouvelle* quand ce corps se présente comme un produit de la fonction rénale ayant le sort des autres. Valéry-Mayet a employé le mot à propos de la larve de *Cerambyx*, où il a cru trouver au produit calcique une utilisation spéciale, la formation d'un ciment obturateur pour la loge de la nymphe. Mais, quoi qu'il en soit de ce cas, il ne paraît pas que, chez les diptères et les phasmes où l'élimination du calcium à l'état de carbonate se fait par certains tubes de Malpighi, et chez les *Cercopidæ* (Hém.) et le *Myrmeleon* (Névr.) où elle incombe à l'intestin lui-même, on puisse y voir autre chose qu'une des formes de la fonction rénale. On pourrait à la rigueur distinguer dans celle-ci autant de modalités que de produits, mais cela conduirait manifestement trop loin.

Veneziani (04) croit aussi à un rôle spécial du calcaire.

β. Modification de la paroi.

1. Remarquons avant tout que, malgré sa différenciation, la paroi de la poche ne subit pas d'histolyse générale; elle fait simplement retour à la forme typique et devient partie intégrante d'un tube ordinaire.

2. Le calcaire descendu, la distension mécanique cesse et la déformation qu'elle avait déterminée fait place à la forme ordinaire. Les cellules se rétractent latéralement en tout sens en augmentant corrélativement de hauteur, ce qui amène le rétrécissement général et l'épaississement de la paroi, comme aussi la condensation des granules pigmentaires et, par suite, la réapparition de la teinte générale.

Toutefois, la partie du tube dérivée de l'ancien sac conserve longtemps, même chez l'adulte, un aspect qui permet de la distinguer du tronçon apical. Chez la nymphe elle est moins bosselée et les noyaux y sont plus rares, FIG. 9. Le tronçon apical montre souvent comme des signes de dégénérescence persistant même chez l'adulte. On pourrait songer à un retard des modifications nymphales; mais il faudrait faire un plus grand nombre d'observations et, notamment, étudier des animaux âgés et pris à l'état libre pour définir la signification de ces apparences.

Aucune donnée n'a pu être recueillie sur le remaniement intime de la structure cytoplasmique, ni sur le développement des bordures ciliées.

3. Les noyaux demanderaient une étude approfondie; nous devons nous borner à quelques indications préliminaires dont plusieurs posent des questions au lieu d'en résoudre, mais qui ont leur intérêt étant donné que l'on connait si peu de choses sur les phénomènes nucléaires dans les tubes de Malpighi.

Tous les noyaux observables dans la poche à calcaire d'une larve mûre n'ont pas le même sort : les uns deviennent noyaux imaginaux, sans doute moyennant de très légères modifications structurales, d'autres succombent et sont résorbés, d'autres se divisent directement.

On peut admettre que la première catégorie correspond à la forme la plus répandue et qui se laisse le mieux rapprocher des noyaux imaginaux ordinaires, soit à peu près celle qui est reproduite FIG. 7 : anses nucléaires riches, serrées en un peloton autour duquel on distingue rarement une membrane pelliculaire.

Les exemples d'altération régressive sont assez fréquents dans les poches normales. Pour plus de netteté on peut en emprunter à la poche anormale, demeurée larvaire jusqu'après la nymphose, qui nous a déjà fourni les FIG. 10, 11, 12: tous les noyaux y sont gonflés et comme agrandis par un appareil photographique, mais non modifiés dans leur structure. Les FIG. 15 et 13, tirées de cette poche, représentent deux étapes de l'altération : la première correspond à la disparition de la membrane et à la péné-

tration du cytoplasme entre les anses nucléaires, dont la structure tend à s'effacer ; dans la seconde, les anses ont perdu en grande partie leur structure, sont noyées dans le cytoplasme et se résorbent sur place par une sorte de dissolution périphérique, ainsi que semble l'indiquer leur gracilité.

Au sujet de la troisième catégorie, remarquons en premier lieu qu'un mouvement de multiplication nucléaire, compensateur des phénomènes nécrotiques, se conclut assez rigoureusement du double fait que les noyaux sont plus nombreux chez l'adulte que chez la larve, et qu'il existe chez celui-là un nombre considérable de cellules jeunes donnant lieu aux apparences de la FIG. 17. Ce mouvement, d'ailleurs, ne peut guère se placer qu'à la nymphose, d'après ce que l'on sait des caractéristiques générales de l'état adulte.

D'autre part, des indices non douteux de division directe se sont rencontrés chez un adulte venant d'éclore, dont les tubes antérieurs, accidentellement en retard, ainsi que le montre le renflement résiduel qu'on y observe, FIG. 5, semblent pouvoir être considérés comme simplement nymphaux. La FIG. 16, tirée du voisinage immédiat d'un de ces renflements, montre deux noyaux étranglés, l'un bien visible, à gauche en haut, l'autre partiellement dissimulé sous une accumulation de granules pigmentaires, à droite en bas. Le troisième noyau est de même taille et de même structure ; la taille est plus petite et la structure plus serrée que tout ce qu'on voit dans la poche larvaire.

Il resterait à rattacher cette forme de noyau à l'une des formes signalées dans la larve; les intermédiaires manquent pour cela. On entrevoit surtout deux possibilités dont aucune n'est ni appuyée ni écartée par l'observation. Ou bien des noyaux déjà évolués, comparables à celui de la FIG. 7, redescendent à un degré inférieur de différenciation, durant la nymphose, et deviennent capables de division ; ou bien la division porte sur les noyaux jeunes, qui se trouvent sporadiquement disséminés dans la poche aussi bien que dans la partie pigmentée des tubes postérieurs.

Il faudrait aussi trouver les rapports qui peuvent exister entre ces noyaux jeunes sporadiques et ceux qui peuplent tout le tronçon proximal. La forme, la taille, les caractères structuraux sont les mêmes, à très peu de chose près, pour les uns et les autres ; d'autre part on ne peut qu'être frappé du faciès de prospérité que présentent les noyaux du tronçon proximal, au stade auquel correspond la FIG. 9, et des indices assez nets de division y ont été observés (noyau géminé à côté de noyaux deux fois plus

grands). On pourrait se demander si certains de ces noyaux, entourés sans doute de la zone de cytoplasme nécessaire pour compléter l'individualité cellulaire, n'émigreraient pas en direction distale, à la faveur du remaniement structural qui s'accomplit dans les cellules évoluées, au cours de la nymphose. Mais il paraît bien plus rationnel de voir dans toutes ces cellules jeunes des éléments qui, à partir de l'état embryonnaire, n'ont subi qu'une évolution à peine commençante et par le fait même sont demeurés capables de division, qu'ils siègent dans le tronçon proximal ou parmi les cellules excrétrices les plus évoluées.

4. L'armature réticulaire disparaît et n'est pas remplacée, ou ne l'est que par de rares terminaisons musculaires qui n'ont pas été aperçues. Autant l'organe se montrait assujetti et difficile à isoler sous sa forme larvaire, autant il est libre sous sa forme imaginale. Les petits appendices que porte par places le tronçon lisse, sur la FIG. 9, sont des restes histolytiques, soit de fibres d'attache, soit de trachées.

L'histolyse de cette armature est plus précoce que celle des terminaisons musculaires des tubes postérieurs : dans la préparation qui a fourni la FIG. 9 il n'en existe aucun vestige, alors que sur les tubes postérieurs les formations correspondantes sont encore très reconnaissables, bien qu'en pleine histolyse.

CONCLUSIONS.

1. Il existe chez les larves des *Ptychopteridæ* cinq tubes de Malpighi (exception à la loi de RAMDOHR), dont deux dirigés en avant, partiellement transformés en vastes sacs distendus par des concrétions granulaires [confirmation de résultats trouvés par GROBBEN chez *Pt. contaminata*, paraissant tombés dans l'oubli (1)]; les concrétions sont essentiellement formées de calcaire.

2. Les cinq appendices sont insérés à un même niveau sur le médi-intestin, avant la limite qui le sépare de l'intestin postérieur; l'insertion est dorsale pour le tube impair, latéro-dorsale pour les tubes pairs antérieurs, latéro-ventrale pour les tubes pairs postérieurs.

3. Au voisinage de l'insertion (tronçon proximal) les cellules épithéliales sont peu évoluées, dans les tubes postérieurs, exemptes de granules pigmentaires, à noyau petit et d'apparence jeune; plus loin viennent les cellules malpighiennes bien évoluées, à cytoplasme chargé de granules pigmentaires, à noyau grand et très différencié, parmi lesquelles se remarquent

(1) Le mémoire de GROBBEN est de ceux dont le titre n'énonce pas tous les sujets traités. Une circonstance de cette nature ne devrait pas suffire pour empêcher la divulgation de faits dûment observés.

sporadiquement des cellules à noyau jeune, à surface libre dépourvue de cils; les cellules jeunes représentent probablement, quelque place qu'elles occupent, des éléments qui ont peu évolué à partir du stade embryonnaire.

4. Dans les tubes sacciformes, les cellules épithéliales du tronçon proximal sont encore à l'état de cordon plein, incomplètement clivé axialement (stade embryonnaire), ce qui rend compte de l'arrêt du calcaire dans la poche, jusqu'au moment où le clivage se complète; l'épithélium de la poche à calcaire est formé de cellules très plates, sans bordure ciliée.

5. Les tubes de Malpighi sont reliés à d'autres organes (lobes adipeux, trachées...) par des fibres musculaires qui, en les abordant, s'effilochent en fibrilles ayant de la tendance à rester unies par des anastomoses et forment une *terminaison* musculaire soudée à la basale épithéliale; les terminaisons des tubes ordinaires offrent l'apparence d'un simple système de filaments longitudinaux ou de réseaux fins; celles de la poche ont la forme de réseaux à grandes mailles dont l'ensemble constitue une armature presque généralisée sur la surface externe de l'organe; ces réseaux ont assez probablement perdu leurs caractères de formations contractiles et fonctionnent plutôt à la manière des fibres élastiques péricardiales (Graber, Zawarzin).

6. A la nymphose : a) les tubes postérieurs ne subissent pas de désagrégation; ils passent à l'imago en demeurant en gros semblables à eux-mêmes; il paraît néanmoins qu'il y ait un certain remaniement structural accompagné de la dégénérescence de quelques éléments usés (noyaux pycnotiques); — b) les tubes sacciformes expulsent leur contenu dans l'intestin, d'où il est rejeté au dehors, prennent l'aspect des tubes postérieurs et passent dans cet état à l'adulte; leur évolution nymphale comporte des dégénérescences et, semble-t-il aussi, des divisions directes; — c) les terminaisons musculaires se résorbent sur place après avoir pris la même teinte brune que l'*intima* des trachées larvaires; des terminaisons imaginales se développent sur les tubes postérieurs et probablement aussi sur les anciens sacs, mais celles-ci semblent en tout cas être rares et n'ont pas été vues.

7. Puisqu'il est expulsé à la nymphose à la manière des concrétions uriques de tant d'autres espèces, le calcaire a simplement la signification d'un produit d'excrétion rénale; il n'y a pas lieu de considérer comme fonction spéciale l'aptitude de certains tubes malpighiens à éliminer le calcium sous cette forme, à moins qu'on ne veuille distinguer dans ces organes autant de fonctions qu'ils élaborent de produits.

Maison d'Études, Gemert (Hollande), mars 1914.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1910 *Assmuth, J.* : *Termitoxenia Assmuthi* WASM.; Anatomisch-histologische Untersuchung; Inaug. Dissert. Berlin, 1910.

1913 » : *Même titre;* Nov. Act. Leop.-Carol. Akad., Bd. 98.

1879 *Batelli, A.* : Contribuzione all' anatomia ed alla fisiologia della larva dell' *Eristalis tenax;* Bullett. Soc. Ent. Ital., Ann. XI.

1909 *Berlese, A.* : Gli Insetti, I; Milano, 1909.

1895 *Cuénot, L.* : Études physiologiques sur les Orthoptères; Arch. de Biol., t. 14.

1913 *Deegener, P.* : Der Darmtraktus und seine Anhänge; Zirkulationsorgane und Leibeshöhle; in Handbuch der Entomologie von CHR. SCHRÖDER, Jena, 1913.

1905 *Dell, J. A.* : The structure and life history of *Psychoda sexpunctata* CURTIS; Trans. Ent. Soc. London, 1905.

1851 *Dufour, L.* : Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères; Acad. Sc., Mém. des Sav. étrangers, t. 11.

1875 *Grobben, C.* : Ueber bläschenförmige Sinnesorgane und eine eigenthümliche Herzbildung der Larve von *Ptychoptera contaminata* L.; Sitz. k. Akad. Wiss. Wien, Bd. 72.

1904 *Henneguy, L. F.* : Les Insectes. Paris, 1904.

1910 *Hewitt, G.* : The House Fly; Publications of the University of Manchester, Biol. Ser., n° 1, Manchester, 1910.

1895 *Heymons, R.* : Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren, Jena, 1895.

1913 *Koch, A* : Anatomische Untersuchungen an *Psychoda albipennis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der *Psychodidæ;* Inaug. Dissert., Abdruck aus der Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 51.

1912 *Licent, E.* : Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube digestif des Ho-

moptères supérieurs. Thèse de Nancy; La Cellule, XXVIII, 1912.

1892-95 *Lowne, Th. B.* : Anatomy and physiology of the Blow-fly *(Calliphora erythrocephala)*; London, 1892-95.

1898 *Packard, Alph S.* : Text-book of entomology; New-York, 1898.

1898 *Pantel, J.* : Le *Thrixion Halidayanum* Rond., essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires; La Cellule, t. 15.

1910 *Pérez, Ch.* : Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg.; Arch. de Zool. exp. et gén., 5e série, t. 4.

1904 *Prenant, A., Bouin, P.,* et *Maillard, L.* : Traité d'histologie, t. 1; Paris, 1904.

1887 *Raschke, E. W.* : Die Larve von *Culex nemorosus*. Ein Beitrag zur Kenntniss der Insekten-Anatomie und Histologie; Inaugural-Dissertation, Berlin, 1887.

1901 *Sinéty, R. (de)* : Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes. Thèse de Paris; La Cellule, XIX, 1, 1901.

1905 *Thompson, M T.* : Alimentary canal of the Mosquito; Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist., vol. 32.

1900 *Vaney, C.* : Note sur les tubes de Malpighi des larves de *Stratiomys*; Bull. Soc. Ent. Fr., 1900.

1902 » : Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des diptères; Ann. de l'Université de Lyon, nouv. série, 1, fasc. 9.

1889 *Van Gehuchten, A.* : L'axe organique du noyau; La Cellule, 1889.

1890 » : Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*. Première partie, étude du revêtement épithélial et recherches sur la secrétion; La Cellule, t. 6.

1888 *Van Rees, J.* : Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*; Zool. Jahrb, Abth. f. Morph., Bd. 3.

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

FIG. 1. *Larve.* Insertion des tubes de Malpighi, vue dorsale. Le médiintestin *m*, reconnaissable à sa musculature où les éléments longitudinaux sont surtout visibles, est très distinct de l'intestin postérieur *p*, où les fibres circulaires sont prédominantes; les appendices s'insèrent à un même niveau sur le médiintestin. — *a, a,* tubes antérieurs pairs, tronçon proximal et commencement de la poche; — *b, b,* partie proximale des tubes postérieurs pairs; — *c*, partie proximale du tube postérieur impair, inséré entre les tubes antérieurs et à une assez grande distance de leurs insertions. — Faible gross.

FIG. 2. *Adulte.* Coupe transversale de l'intestin et du vaisseau dorsal empruntée à une coupe générale de l'abdomen, contenant sous forme d'évaginations les origines des cinq tubes. La coupe du vaisseau dorsal *vd* et le repère X définissent la trace du plan sagittal. La présence des cils, dans la lumière intestinale, confirme que les tubes s'insèrent sur le médiintestin. Contour à la chambre claire; quelques détails semi-schématisés d'après l'observation à un plus fort grossissement. — *a, b, c*, comme dans la FIG. 1. — Faible gross.

FIG. 3. *Adulte* chez lequel les tubes sacciformes ont accidentellement conservé l'état larvaire. Partie antérieure de la poche et tronçon apical, celui-ci bien isolé grâce à la disparition histolytique des muscles et des lobes adipeux larvaires. — Faible gross.

FIG. 4. *Larve.* Partie antérieure de la poche avec la bande adipeuse et la bride musculaire antérieure que l'on entraine en l'extirpant. — *ba*, bande adipeuse bifurquée; — *m*, bras dépendant d'une grande cellule musculaire pluripolaire qui rattache le tube de Malpighi et le ruban adipeux à une trachée transversale; — *p*, partie antérieure de la poche à calcaire, un peu déformée et plissée longitudinalement sous la traction de la fibre *m*; — *tr*, tronçon récurrent, constituant, avec la partie pointillée partiellement cachée par le ruban adipeux, ce qui est désigné dans le texte sous le nom de tronçon apical ou d'appendice terminal. — Faible gross.

FIG. 5. *Adulte* venant d'éclore. — *a*, les tubes antérieurs tout entiers, chez lesquels le retour de la poche à la forme ordinaire est accidentellement incomplet; — *m*, partie postérieure du médiintestin; — *r*, reste de la poche. — Dessin à la loupe.

FIG. 6. *Larve.* Partie d'une coupe transversale de la poche passant par un noyau. Celui-ci très proéminent du côté qui correspond à la cavité, à contour mo-

delé sur les saillies du nucléole (grosse boule du milieu) et des anses nucléaires principales. Corps cytoplasmique très aminci, dépourvu de bordure ciliée et de structure interne (cette dernière circonstance imputable à la technique). — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500).

FIG. **7**. *Larve.* Partie d'une terminaison musculaire en réseau appliquée extérieurement sur la paroi épithéliale de la poche. On voit en profondeur un noyau *n* dessiné en changeant légèrement la mise au point, et des granules pigmentaires *gp*, tantôt réunis en amas serré, tantôt disséminés ; le noyau n'est pas circonscrit par une membrane visible. — Même gross.

FIG. **8**. *Larve.* Tronçon de tube postérieur en vue superficielle. Un système longitudinal de filaments colorés faisant partie d'une terminaison musculaire. Des granules pigmentaires. Une bande, vaguement dessinée en plus sombre sur un côté par la projection optique de la paroi, contient un noyau ; un autre est visible plus superficiellement au côté opposé. — Même gross.

FIG. **9**. *Nymphe.* Partie antérieure d'un ancien tube sacciforme. La région à apparence bosselée est le tronçon apical de la FIG. **3** ; les granules pigmentaires, représentés par le pointillé, y circonscrivent des espaces clairs, ordinairement placés deux par deux en largeur, qui correspondent aux noyaux. La région lisse appartient à l'ancienne poche ; les noyaux y sont à cette époque assez rares ; les granules pigmentaires y réservent par places des bandes claires qui délimitent grossièrement les cellules ; de petits appendices superficiels irréguliers dessinés sur les bords, correspondent à des restes histolytiques de fibres musculaires ou de trachées. — Moyen gross.

FIG. **10**. *Adulte* venant d'éclore, chez lequel les tubes sacciformes ont accidentellement conservé l'état larvaire. Partie d'une vue superficielle de la poche montrant la formation d'un réseau aux dépens d'un bras musculaire d'attache *m* ; celui-ci étant séparé de sa cellule, nécessairement histolysée durant la nymphose, les filaments anastomotiques, dont les contours et la colorabilité n'ont rien d'anormal, peuvent être considérés comme différenciés en une formation résistante, à la manière des cellules élastiques péricardiales. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500).

FIG. **11**. Même préparation, vue superficielle. Partie d'un réseau formé de fibrilles de grosseur inégale, bien tendues ; en α, β, des terminaisons individuelles de fibrilles sous la forme de pinceaux déliés ; en γ, deux terminaisons moins bien caractérisées comme forme ; *b*, bord latéral du sac. — Même gross.

FIG. **12**. Même préparation, vue superficielle. Formation d'un réseau aux dépens d'un amas irrégulier, représentant un reste de fibre d'attache qui a été rompue par suite de son état histolytique et s'est ramassée contre la paroi de la poche où elle était retenue par sa terminaison. Les saillies qui hérissent le contour de la masse, sur les côtés et en bas, donnent naissance à des fibrilles anastomotiques non dessinées. — Même gross.

FIG. **13**. Même préparation. Vue superficielle montrant une partie d'un réseau et, au milieu de la figure, vue à peine profonde montrant un système d'anses nucléaires toutes situées dans un même plan, *n*, sans vestige de membrane ni de vésicule nucléaire, en voie de résorption et probablement amincies par liquéfaction périphérique (?). — Même gross.

FIG. **14**. Même préparation, vue profonde. Un noyau du type jeune gonflé, dans cette poche anormale, mais à structure conservée. Il existe une membrane nettement colorée. — Même gross.

FIG. **15**. Même préparation, vue profonde. Un noyau en voie de résorption, à un stade moins avancé que celui de la FIG. **13** (?). La membrane est indistincte sur une grande partie du pourtour à gauche, à peine distincte sur le reste; les anses nucléaires sont épaisses; plusieurs conservent une striation assez régulière; quelques-unes (à droite de la figure) semblent se résoudre en un système de cordons fins; le corps nucléolaire est représenté par plusieurs masses dont la plus importante, au milieu de l'image, semble s'être désagrégée en donnant naissance à une sphérule de contour très arrêté [1]. — Même gross.

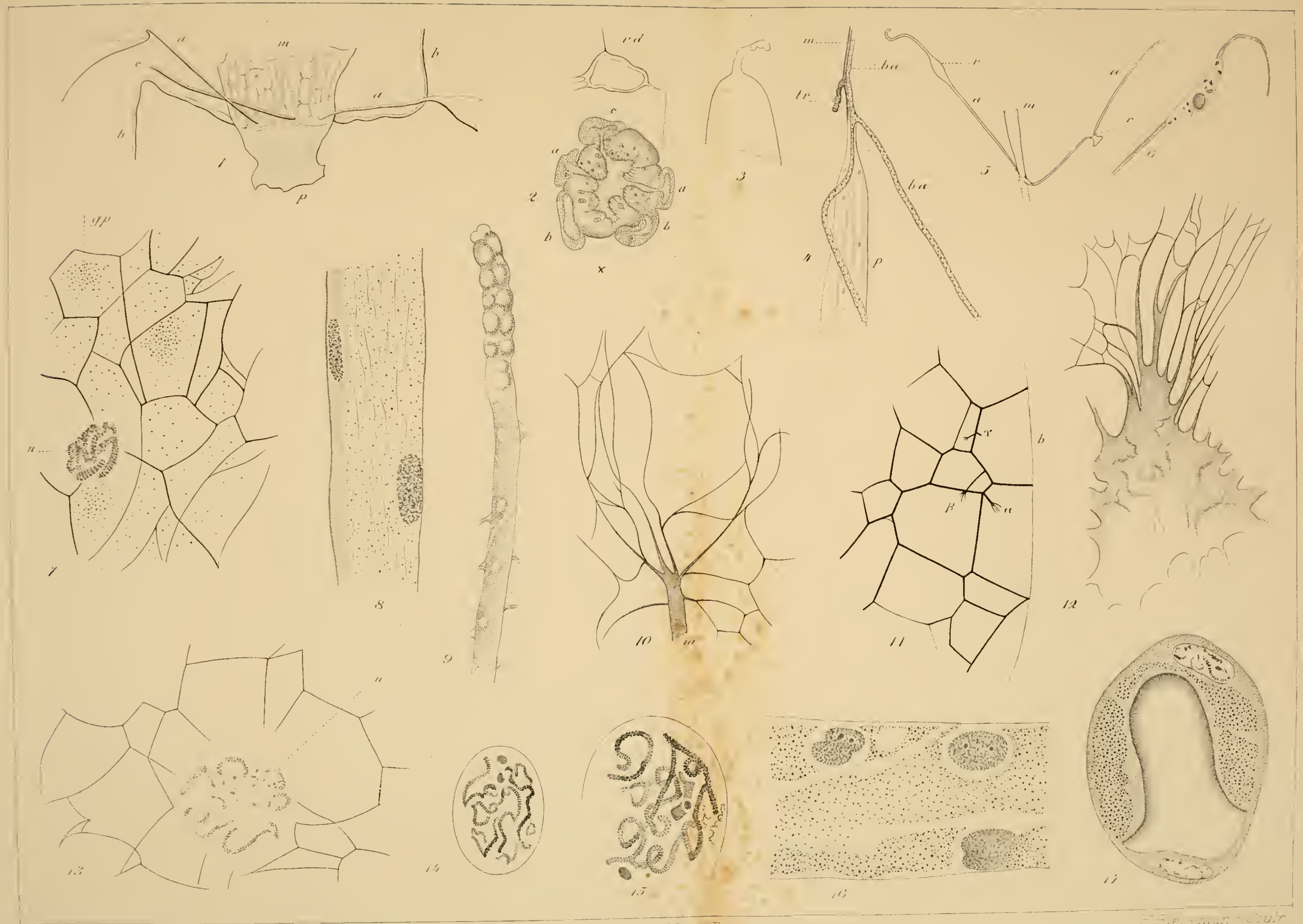
FIG. **16**. *Adulte*, préparation dessinée à la loupe FIG. **5**. Tronçon de tube pris au voisinage d'une des dilatations résiduelles; vue superficielle avec légers changements de mise au point pour amener sur le même plan les trois noyaux En haut à gauche, un cas indiscutable de division directe; l'un des noyaux-filles a deux nucléoles, l'autre n'en a aucun [2]. En bas à droite, un cas un peu moins net, l'étranglement étant caché d'un côté sous un amas de granules pigmentaires. Ces granules sont distribués par grandes plages inégalement riches, avec des interruptions vis-à-vis des noyaux et suivant des bandes étroites paraissant correspondre aux limites cellulaires. — Même gross.

FIG. **17**. *Adulte*. Coupe transversale d'un tube de Malpighi antérieur, région de l'ancienne poche à calcaire (à rapprocher de la FIG. **6** dessinée au même grossissement, mais ne représentant qu'une très petite partie de la coupe). Le fer à cheval correspond à deux cellules excrétrices très évoluées, à limites latérales indistinctes (le noyau de celle de gauche est visible dans une des coupes voisines); l'épaisseur, la présence de granules pigmentaires et celle d'une forte bordure ciliée sont, chez cette espèce, caractéristiques de l'évolution définitive. La cellule plate, à noyau petit, à surface libre nue, formant pont entre les deux branches, est une de celles qui sont mentionnées dans le texte comme cellules jeunes sporadiques. Les cils des cellules évoluées sont robustes et inégaux; ils tendent à se confondre à la base en une bordure assez colorable qui tranche vivement sur le cytoplasme sous-jacent. — Même gross.

---

(1) Ces apparences d'une régénération d'anses nucléaires et de nucléole seraient-elles à interpréter comme une reprise de différenciation progressive? Cela paraît bien peu probable vu les conditions particulières de l'organe.

(2) Cette anomalie dans la marche de l'acinèse indiquerait-elle que l'un des deux noyaux-filles est appelé à disparaître à titre de matériel de rebut?



Lith F Van Moer, Brux

Recherches sur les Coccidies

IV. Eimeria cystis-felleæ, nov. spec.

PAR

le Dr Paul DEBAISIEUX,

CHARGÉ DE COURS A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 15 mai 1914.)

Recherches sur les Coccidies

IV. Eimeria cystis-felleæ, nov. spec.

L'étude de la coccidie dont nous donnons ici la monographie, confirme les données acquises sur le cycle d'évolution du genre *Eimeria;* elle est intéressante parce qu'elle nous révèle quelques processus cytologiques nouveaux, et qu'elle nous montre une localisation très spéciale de l'infection coccidienne.

Le parasite se rencontre dans la vésicule biliaire de la couleuvre, le *Tropidonotus natrix* Gesn. Les coccidies connues des reptiles sont relativement rares; quant à celles dont l'infection est localisée surtout à la vésicule biliaire, nous n'en connaissons que deux espèces dans le règne animal, toutes deux chez les reptiles : l'une le *Coccidium agamæ (Agama colonorum)* de Laveran et Pettit (10), l'autre, à localisation douteuse, le *Coccidium cerastis (Cerastes vipera* et *C. cornutus*) de Chatton (12).

L'*Eimeria* du *Tropidonotus* a été rencontré dans la moitié environ des couleuvres disséquées; ces couleuvres furent fournies par un marchand de Holzminden (Prusse occidentale). Macroscopiquement l'infection est reconnaissable à une hypertrophie de la vésicule biliaire qui peut atteindre trois à quatre fois son volume normal; elle apparaît plus opaque et un peu blanchâtre. La bile qui s'écoule de la vésicule tient en suspens une quantité de flocons blanchâtres formés de sporocystes mûrs, de fragments épithéliaux desquamés, et souvent aussi de microbes infectant la vésicule parasitée. Microscopiquement toute la paroi de la vésicule est hypertrophiée, la plupart des cellules épithéliales sont parasitées; parfois plusieurs parasites se rencontrent dans le protoplasme d'une seule cellule fortement développée.

L'infection paraît avoir son siège principal et primitif dans la vésicule biliaire; elle s'étend dans le canal cystique, dans le canal hépatique excessivement long chez les ophidiens, et même dans les gros canaux hépatiques. Macroscopiquement nous n'avons jamais observé de lésion ni du foie ni de l'intestin, et des coupes microscopiques dans ces deux organes ne nous ont pas montré de parasites.

L'étude du matériel a été faite sur le frais, sur coupes et sur frottis. Des méthodes de fixation et de coloration très variées ont été employées et ont donné des résultats assez différents.

La coloration de Giemsa (sur coupes, suivie de déshydratation à l'acétone) a donné les meilleurs résultats pour la différentiation des diverses périodes du cycle et pour l'étude des enclaves protoplasmiques. Elle ne donne de très bons résultats qu'après la fixation au sublimé-alcool de Schaudinn et ce fixateur est malheureusement assez brutal. Pour la conservation des structures fines, les fixateurs de Benda, pendant 24 heures ou pendant huit jours, et de Bouin, qui provoque un peu de gonflement, ont donné les meilleurs résultats.

Ils furent employés pour la coloration à l'hématoxyline de Heidenhain suivie de rouge Congo; et les colorations à l'hématoxyline de Delafield, au picro-indigo-carmin de Borrel, à l'éosine-azur de Giemsa (résultats peu satisfaisants) furent également employées après ces fixateurs.

L'étude de la sporogonie fut faite sur du matériel frais, mais les observations détaillées furent tout à fait impossibles; aucun des fixateurs usuels, aucun colorant vital, aucun agent éclaircissant n'a pénétré la membrane du kyste sporal. Sur les coupes les stades de sporogonie apparaissent complètement déformés et peu ou guère colorables.

Le cycle d'évolution des coccidies est suffisamment connu pour que nous soyons dispensé de l'énoncer : dans l'étude détaillée des périodes de ce cycle nous serons aussi bref que possible, laissant parler les figures, multipliées à dessein, et insistant seulement sur quelques particularités nouvelles ou discutées.

A. Morphologie.

I. Microgamétogonie.

Les plus jeunes stades intracellulaires que l'on rencontre doivent être considérés comme indifférenciés; rien ne nous a permis de distinguer ceux qui appartiennent au cycle de la microgamétogonie de la macrogamétogonie ou de la schizogonie.

Ils se présentent sous forme d'un parasite de 2 à 3 μ de diamètre à grand noyau formé d'une vacuole contenant un gros caryosome, parfois alvéolaire. Le protoplasme très réduit entoure le noyau d'une zone homogène, FIG. 1. Ce parasite grandit, l'accroissement intéresse surtout le protoplasme qui devient alvéolaire, FIG. 2, et très tôt apparaissent différentes enclaves protoplasmiques. Ces enclaves, facilement reconnaissables par la coloration de GIEMSA, sont :

1° Un corps falciforme homogène, de coloration bleutée, coiffant le noyau, en calotte;

2° Un ou plusieurs corpuscules plus ou moins sphériques, de coloration plus violacée que le premier et noyés dans le protoplasme;

3° Des granules de dimensions variables, dispersés ou groupés, très intensément colorables en rouge. Nous les appelons granules métachromatiques sans rien préjuger de leur nature.

Ces diverses enclaves peuvent coexister, FIG. 3, 9, 20, fréquemment l'une ou l'autre seulement apparait, FIG. 2, 4, 5.

Les parasites ayant atteint un diamètre de 7 à 8 μ doivent être répartis en deux catégories : les uns, qui subissent un simple accroissement, sont les futurs macrogamètes; les autres, qui subissent des divisions nucléaires, sont les futurs microgamétocytes ou les schizontes. Pendant quelque temps encore ces deux dernières formes se confondent.

Les divisions nucléaires sont d'un type très particulier, et pour la microgamétogonie toutes semblables, depuis la première division à la dernière. Un fait curieux, qui explique peut-être pourquoi tant d'auteurs n'ont pas vu les divisions de la microgamétogonie, c'est que les aspects que nous allons décrire sont excessivement rares, presque introuvables dans certaines pièces cependant très fortement infectées de parasites à tous les stades; par contre, on les rencontre par centaines dans des fragments de vésicule biliaire provenant d'autres individus. Les fixateurs n'ont pas une influence absolue sur

la conservation ou la destruction des aspects de division, car nous les avons rencontrés quel que fut le fixateur employé.

Le noyau au repos, FIG. 2, 3, 9, est formé d'une vacuole légèrement colorable; il ne nous fut pas possible d'y déceler d'éléments figurés si ce n'est un gros caryosome; celui-ci possède souvent une vacuole centrale. Pendant la division le noyau s'étire fortement, le caryosome devient régulièrement fusiforme, à extrémités du fuseau très aiguës, FIG. 4, 5, 8; en son centre la vacuole persiste; il s'allonge énormément jusqu'à atteindre les pôles opposés du parasite, souvent même au point de devoir s'incurver pour tenir tout entier dans le protoplasme, FIG. 6. Il nous a été impossible, malgré la diversité des fixateurs et des colorants employés, de déceler aucune structure dans le caryosome; il paraît homogène, tout au plus la différentiation est-elle plus précoce aux extrémités là où l'épaisseur est plus faible, FIG. 4-5.

L'étirement du caryosome progressant, un étranglement apparaît au milieu, FIG. 7, et deux fuseaux caryosomiens unis par une très grêle anastomose proviennent du premier, FIG. 10. L'étranglement de la cavité nucléaire survient alors. A la fin de la télophase seulement on peut observer une accumulation de substance chromatique aux deux pôles (fixateur de BENDA 24 heures, coloration de HEIDENHAIN).

Cet amas homogène, FIG. 11, dans lequel aucune structure n'est apparente, représente sans doute la chromatine extra-caryosomienne, répartie dans la cavité nucléaire et restée jusqu'à ce stade tout à fait invisible.

Un grand nombre de divisions semblables se succèdent, FIG. 15, le protoplasme, plus ou moins irrégulièrement réparti, présente souvent de grands alvéoles et on y retrouve, parfois très morcelées, les enclaves dont nous avons parlé déjà plus haut, FIG. 13, 14. Une grande plage claire (HEIDENHAIN - rouge Congo) colorable en rose orangé (GIEMSA) se voit presque constamment dans le macrogamétocyte à nombreux noyaux, FIG. 14-16.

Les noyaux de microgamète se portent à la périphérie du parasite, le centre n'en étant plus occupé que par des amas et des travées protoplasmiques, FIG. 17. Ces noyaux, très régulièrement disposés, se condensent; très colorables dans leur totalité, on y reconnait cependant, plus intensément colorables, un granule et une zone plus ou moins falciforme appliquée contre la paroi, FIG. 17, 18. Chacun des noyaux se condense davantage encore, FIG. 19, et il semble que ce soit sous cette forme qu'ils se libèrent.

Le fait le plus caractéristique de la microgamétogonie est le type des mitoses. Aux premiers stades elles semblent se réduire à une division de forme très particulière du caryosome; il est probable cependant, si l'on envisage ce qui se passe chez d'autres coccidies, qu'il doit exister de la chromatine périphérique; elle se trouverait dans la vacuole nucléaire à peine colorable, mais les colorants ne permettent pas de l'y déceler; elle devient apparente à la télophase et après certains fixateurs.

On sait combien la colorabilité de la chromatine périphérique est variable d'une espèce à l'autre (Debaisieux, 11, b). Ce type de divisions nucléaires doit être rapproché de celui que Alexeieff (13) appelle la cryptohaplomitose, mais nous n'osons pas affirmer avec cet auteur que « la chromatine se sépare du caryosome ». Nous n'avons pas trouvé mention de mitoses présentant cet aspect chez d'autres coccidies, mais nous sommes tenté de croire qu'elles existent chez l'*Eimeria gadi* (Fiebiger, 13). Cet auteur ne décrit pas de divisions nucléaires, mais sa figure C (texte) rappelle étrangement les aspects que nous avons nous-même très souvent observés.

De la description qui précède il résulte que la multiplication nucléaire se fait très nettement par bipartitions successives. Ce processus est à opposer aux descriptions de multipartitions simultanées, plusieurs fois données pour la microgamétogonie, parfois pour la schizogonie des coccidies. Laveran (98) l'a observée chez le *Klossia;* Schaudinn et Siedlecki (97) chez l'*Adelea ovata* et le *Coccidium lacazei*, et Jollos (07) confirme pour ces deux espèces cette manière de voir. Schaudinn l'a encore observée chez le *Coccidium schubergi* (00) et le *Cyclospora caryolytica* (02). Depuis, Awerinzew (09) chez le *Barrouxia*, Fantham (10) chez l'*Eimeria avium*, Fiebiger (13) chez l'*Eimeria gadi*, et Reich (13) chez l'*Eimeria stiedæ* confirment cette façon de voir.

Nous avons eu l'occasion déjà de mettre en doute ce mode de multiplication par multipartition simultanée et nous avons décrit de simples bipartitions successives chez le *Klossia helicina* (11, a), chez l'*Adelea ovata* et le *Coccidium lacazei* (11, b). Des observations sur l'*Eimeria stiedæ* (non publiées encore) nous conduisent à croire que chez cette espèce aussi il existe simplement des bipartitions successives.

Aussi pour finir ce chapitre attirons-nous encore une fois l'attention sur la cause d'erreur qui peut résulter de l'inconstance des aspects de division dans l'espèce qui nous intéresse; tantôt excessivement rares, ils sont dans d'autres pièces représentés par centaines dans chaque préparation.

II. Macrogamètes.

Comme nous l'avons déjà dit, les premiers stades de macrogamètes ne sont pas discernables des premiers stades de microgamétocytes : même noyau, même protoplasme, mêmes enclaves, FIG. 20.

L'accroissement du macrogamète n'est intéressant que par l'évolution des enclaves. On les suit surtout bien sur des préparations colorées au GIEMSA. L'une d'elles, la calotte chromatique voisine du noyau, semble émigrer dans le protoplasme, où on la retrouve en rapport avec une grande vacuole, qu'elle coiffe, FIG. 21-25. Nous avons l'impression de nous trouver en présence d'une vacuole à fonction excrétrice. Très souvent son contenu est légèrement colorable (BENDA + rouge Congo) et, ou bien remplit tout l'espace, ou se trouve rétracté en une grosse sphère.

Les autres enclaves chromatiques se disposent dans le protoplasme et disparaissent; le même sort paraît être réservé aux granules métachromatiques, FIG. 21-22.

Le protoplasme, d'abord dense et intensément colorable, devient de plus en plus lâche et moins chromatophile; au voisinage du noyau, des travées plus chromatiques se reconnaissent pendant quelque temps encore, puis finalement le macrogamète apparaît formé simplement d'un gros noyau à caryosome et de protoplasme à peine colorable à grands alvéoles, FIG. 25-26. Le fixateur de BENDA, suivi de la coloration de HEIDENHAIN, est moins favorable à l'étude de ces enclaves, mais par contre il met en évidence de nombreux petits granules chromatiques qui existent à tous les stades.

Dans le protoplasme apparaissent alors de nombreux granules intensément colorables en rouge (éosine-azur de GIEMSA). On les trouve d'abord réunis, soit à quelques-uns, soit en grand nombre, dans une ou plusieurs vacuoles elles-mêmes colorables, FIG. 25. Plus tard, ils sont éparpillés dans le protoplasme, FIG. 27, et se portent alors à la périphérie du macrogamète. Leur aspect est très variable, tantôt excessivement nombreux et petits, tantôt beaucoup plus gros, véritables sphères; tantôt régulièrement disposés, tantôt groupés et irrégulièrement éparpillés. Si nous nous rapportons au travail de HADLEY (11), ces granules, à cause de leur colorabilité par l'éosine et de leurs dimensions irrégulières, doivent être assimilés aux granules de plastine de cet auteur. Mais notons qu'ils ne sont pas colorables par le HEIDENHAIN après le BOUIN, tandis qu'ils le sont après le BENDA.

Nous n'avons pas pu établir l'origine de ces granules; ils ne paraissent pas être en relation avec les granules métachromatiques des jeunes macrogamètes; mais naissent-ils spontanément dans le protoplasme du macrogamète accru, ou bien, existant antérieurement, deviennent-ils colorables par l'éosine à ce stade seulement et dérivent-ils des grains chromatiques visibles déjà dans le macrogamète jeune (BENDA-HEIDENHAIN)? Nous ne pourrions le dire.

Leur relation ultérieure avec la formation de la membrane kystique est très probable (SIMOND 97, v. WASIELEWSKI 04, FANTHAM 10, HADLEY 11). On voit en effet pâlir et diminuer progressivement ces granules, tandis que le protoplasme est de plus en plus incolore et que la membrane kystique apparaît.

Il est impossible de suivre plus loin l'évolution du macrogamète; dès l'apparition de la membrane, ni les fixateurs ni les colorants n'agissent, et l'on ne trouve dans les préparations que des capsules hyalines complètement déformées, paraissant vides ou à contenu granuleux réfringent tout à fait incolore.

III. Schizogonie.

Le schizonte mûr contient un nombre très variable de mérozoïtes tantôt plus ou moins régulièrement groupés en barillet, tantôt disposés en plusieurs faisceaux distincts, FIG. **33**. A côté des mérozoïtes se trouve de la substance de déchet clairsemée et éparpillée.

Les mérozoïtes, FIG. **33**, **34**, de 7 à 8 μ de long, possèdent un noyau vacuolaire peu chromatique; à la partie postérieure une grande vacuole est en rapport avec un corpuscule bien colorable; c'est probablement le corps falciforme coiffant le noyau des diverses formes intracellulaires en accroissement.

Il est difficile de remonter à l'origine des schizontes; les stades avancés sont seuls facilement reconnaissables. Des noyaux caryosomiens, peu colorables, sont disséminés dans un protoplasme lâche, alvéolaire, qui contient une quantité d'enclaves diverses; de plus de grandes lacunes, de véritables déchirures se forment dans le protoplasme, qui s'amasse à la périphérie du schizonte, FIG. **30-32**. Le stade précédent se reconnaît encore avec plus ou moins de certitude; sur des préparations BENDA-HEIDENHAIN tout le protoplasme est très chromatique, des fins granules et des filaments y sont irré-

gulièrement éparpillés avec généralement un amas central; des déchirures apparaissent; les noyaux, à cause de la chromaticité du protoplasme, sont peu distincts : sur des préparations au sublimé-alcool-GIEMSA il y a, par comparaison avec les microgamétocytes, une colorabilité moindre des enclaves protoplasmiques très fragmentées, et des noyaux petits disséminés dans tout le protoplasme, FIG. 29. Antérieurement à ce stade il ne nous fut plus possible de reconnaitre les schizontes; nous croyons que leur première évolution est en tout analogue à celle des microgamétocytes, FIG. 1 à 12. La FIG. 28 à interprétation douteuse, pouvant être un microgamétocyte ou un schizonte, ferait suite aux stades 1 à 12 et précéderait les stades 29 à 33.

Certains aspects nous avaient fait croire d'abord que les schizontes, FIG. 31, se rattacheraient à la FIG. 25, les noyaux de mérozoïtes naissant de novo dans le protoplasme à côté du grand noyau génératif. Nous avons complètement abandonné cette façon de voir à cause du caractère très discutable de ces aspects; ils sont d'ailleurs analogues à ceux que FANTHAM (10) décrit à juste titre comme macrogamètes riches en enclaves, fig. 29, 32 de cet auteur, à cause de l'absence de stades de transition et de la disparition du grand noyau, et encore à cause de l'étrangeté excessive de cette hypothèse.

Il n'est pas logique non plus d'admettre un éparpillement de la chromatine nucléaire qui régénèrerait de nouveaux noyaux dans le protoplasme. Nous trouvons en effet des noyaux caryosomiens complets à côté de ce qu'il faudrait considérer comme noyau primitif en dissémination, FIG. 29, et surtout ces noyaux se divisent suivant le type habituel à cette espèce, FIG. 30, se multipliant donc par bipartitions normales, rien ne faisant croire à une multipartition simultanée.

Nous considérons donc que les premiers stades de schizogonie sont analogues aux premiers stades de microgamétogonie, rien au début ne permettant de les distinguer les uns des autres.

IV. Sporogonie.

Les observations sur la sporogonie ne peuvent être faites que sur le vivant et sont donc nécessairement incomplètes.

Le macrogamète libéré de la cellule-hôte s'entoure d'une membrane kystique; sa transparence est parfaite et permet de suivre toute l'évolution jusqu'à la formation des sporozoïtes. Aux premiers stades cette membrane

est encore un peu irrégulière dans ses contours, toute la cavité est occupée par un amas de gros granules réfringents, FIG. 35; aucune structure interne ne peut être aperçue. Bientôt les contours se régularisent, le kyste devient ovoïde, a une longueur de 30 à 35 μ (parfois 38 μ) et une largeur de 18 à 23 μ. Le contenu se ramasse en une sphère, tout le reste de la cavité est complètement libre, FIG. 37. La condensation en sphère paraît se faire irrégulièrement; des aspects analogues à celui de la FIG. 36 sont très fréquents.

La question se pose de savoir à quel moment s'est faite la fécondation. A-t-elle lieu après la condensation du contenu kystique en une sphère centrale, comme HADLEY (11) l'affirme pour *Eimeria avium*, ou bien avant cette condensation, comme REICH (12) l'a vu chez *Eimeria stiedæ*, et FANTHAM (10) chez l'*Eimeria avium*, ou bien encore avant la formation de la membrane (première membrane)? Nous sommes réduit à faire des hypothèses, l'opacité du protoplasme empêchant toute observation; mais nous sommes tenté de croire que le phénomène se passe ici comme il fut observé par REICH et FANTHAM. La fécondation avant la formation de toute membrane est peu probable, car les phénomènes nucléaires qui l'accompagnent auraient été vus sur les préparations colorées; quant à la fécondation après la condensation du contenu kystique, elle est peu probable, cette condensation étant une préparation à la division ultérieure, et paraissant donc être un premier résultat de la fécondation.

La pénétration du microgamète reste énigmatique, car nous n'avons pas pu observer l'existence d'un micropyle, pas plus que nous n'avons discerné deux membranes distinctes (REICH 12). La membrane, qui possède une certaine épaisseur et par conséquent un contour externe et interne, est parfaitement hyaline; parfois l'existence de points beaucoup plus réfringents fait croire à l'existence d'un micropyle, mais la présence de plusieurs tâches semblables s'oppose à cette interprétation et conduit à les considérer comme de simples défauts dus peut-être à l'incorporation d'une particule étrangère, FIG. 38.

L'évolution sporogoniale continuant, la sphère centrale se divise d'abord en deux, FIG. 38; les deux sphères sont parfois de dimension très différente, puis par de nouvelles divisions il y a formation de trois, FIG. 39, puis de quatre amas protoplasmiques distincts, ou sporoblastes, FIG. 40. Autour de chaque sporoblaste se forme bientôt une membrane nouvelle et finalement

par transparence on y voit apparaître deux sporozoïtes groupés autour d'un gros amas central de substance de déchet, FIG. 41.

Les quatre spores sont sphériques ou subsphériques. Les sporozoïtes, qui dans quelques cas étaient colorables, présentent de grandes analogies avec les mérozoïtes. Un peu plus grands que ces derniers, ils ont un noyau assez peu colorable, possèdent à l'une de leurs extrémités une grosse vacuole avec corpuscule central, et un protoplasme à nombreuses enclaves, FIG. 42-43.

B. Systématique.

D'après le système de classification des coccidies proposé par LÉGER (11), l'espèce que nous venons d'étudier rentre dans la famille des *Eimeridæ* à quatre spores dizoïques; toute son évolution est d'ailleurs l'évolution typique du genre *Eimeria*.

Parmi les rares coccidies de reptiles connues, plusieurs appartiennent au genre *Eimeria* (ou *Coccidium*). Nous rappelons dans la littérature les quelques mémoires où ces espèces furent décrites.

L'*Eimeria* de la vésicule biliaire du *Tropidonotus natrix* ne peut être identifiée à aucune de ces espèces.

Deux espèces de *Coccidium* furent décrites comme parasitant la vésicule biliaire de reptiles : le *Coccidium agamæ* de LAVERAN et PETTIT (10) dans l'*Agama colonorum*, et le *Coccidium cerastis* de CHATTON (12) dans le *Cerastes vipera* et le *Cerastes cornutus*.

Dans la diagnose du *Coccidium agamæ* nous trouvons :

— kystes de 20 à 25 μ sur 11 à 14 μ;

— spores de 8 μ sur 4 μ;

— enveloppe des kystes blanchâtres, souvent très opaque.

Le *Coccidium cerastis* ne nous est malheureusement que très imparfaitement connu par des kystes sporaux :

— kystes de 40 μ sur 20 μ;

— spores ovalaires de 12 μ sur 6 μ;

— sur une quinzaine d'individus infectés, récoltés en septembre, aucun ne présentait des parasites ni dans la paroi de la vésicule biliaire ni dans le foie.

L'espèce que nous venons d'étudier diffère du *Coccidium agamæ* et du *Coccidium cerastis* par :

Kystes de 30-35 μ (exceptionnellement 38 μ) sur 20 à 25 μ.

Spores sphériques ou sub-sphériques.

Transparence parfaite de la membrane kystique.

L'infection de la paroi de la vésicule fut trouvée dans tous les cas de parasitisme, soit à l'arrière-saison (novembre), soit au printemps (avril).

Il convient donc de créer pour l'*Eimeria* du *Tropidonotus* une espèce nouvelle, à laquelle nous proposons de donner le nom d'*Eimeria cystis-felleæ*, rappelant ainsi la localisation très particulière de cette espèce.

BIBLIOGRAPHIE.

1913 *Alexeieff* : Systématique de la mitose dite « primitive »; Arch. f. Protist., t. 29.

1909 *Awerinzew* : Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte von Coccidien aus dem Darm von *Cerebratulus sp. (Barrouxia spiralis)*; Arch. f. Protist., t. 18.

1912 *Chatton* : Sur un coccidium de deux cérastes et sur un adéléide trouvé dans l'intest. de *Sciurus off.*; Bull. Soc. Zool. France, t. 37.

1911 *a* *Debaisieux* : Recherches sur les coccidies. I. *Klossia helicina*; La Cellule, t. 27, p. 89.

1911 *b* » : Idem. II. *Adelea ovata*; III. *Coccidium Lacazei*; La Cellule, t. 27, p. 257.

1910 *Fantham* : Morphology and life history of *Eimeria avium*; Proceed. Zool. Society, 1910.

1913 *Fiebiger* : Studien über die Schwimmblasencoccidien der Gadusarten *(Eimeria gadi)*; Arch. f. Protist., t. 31.

1898 *a* *Hagenmüller* : Sur une nouvelle coccidie parasite du *Gongylus ocellatus (Diplospora Camillerii)*; C. R. Soc. Biol., p. 73.

1898 *b* » : Sur une nouvelle coccidie diplosporée *(Diplospora laverani)*, parasite d'un ophidien; C. R. Soc. Biol., p. 309.

1911 *Hadley* : *Eimeria avium*, a morphological study; Arch. f. Protist., t. 23.

1909 *Jollos* : Multiple Teilung und Reduktion bei *Adelea ovata*; Arch. f. Protist., t. 15.

1893 *Labbé* : *Coccidium Delagei*; Arch. Zool. Exp. gén., s. 3, vol. 1.

1898 *Laveran* : Sur les modes de reproduction du *Klossia helicina*; C. R. Soc. Biol., vol. 10, p. 1083.

1902 *Laveran et Mesnil* : Sur quelques protozoaires parasites d'une tortue d'Asie *(Coccidium mitrarium)*; Ac. Sc. Paris, t. 135, p. 609.

1910 *Laveran et Pettit* : Sur une Coccidie de *Agama colonorum (Coccidium agamæ)*; C. R. Soc. Biol., t. 68, p. 161.

1899 *Léger* : Coccidie nouvelle de l'*Anguis fragilis;* C. R. Soc. Biol., t. 11, p. 309.

1911 » : *Caryospora simplex,* Coccidie monosporée et la classification des coccidies; Arch. f. Protist., t. 22.

1892 *Mingazini* : Nuove spezie di Sporozoi *(Gonobia colubri);* Atti R. Acc. dei Lincei. Rendiconti, s. V, vol. 1, p. 396.

1893 » : Contributo alla conoscenza degli Sporozoi *(Gonobia colubri, G. lacertæ);* Ricer. Labor. Anat. normale Roma, vol. 3.

1912 *Reich* : Das Kaninchen Coccid. *Eimeria stiedæ;* Arch. f. Protist., t. 28.

1900 *Schaudinn* : Untersuchungen über Generationswechsel bei Coccidien; Zool. Jahrb., t. 13.

1902 » : Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytica;* Arb. K. Gesundheitsamt Berlin, t. 18.

1897 *Schaudinn und Siedlecki* : Beitrag zur Kenntnis der Coccidien; Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell., p. 192.

1902 *Sergent* : Sur une coccidie parasite du caméléon vulgaire *(Isospora mesnili);* C. R. Soc. Biol., p. 1260.

1897 *Simond* : Évolution des sporozoaires du genre *Coccidium;* Ann. Inst. Pasteur, 1897.

1901 *a* » : *Coccidium kermorganti* du *Gavialis gangeticus;* C. R. Soc. Biol., p. 483.

1901 *b* » : *Coccidium legeri* de *Cryptopus granosus;* C. R. Soc. Biol., p. 485.

1904 *von Wasielewski* : Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen; Leipzig, Barth.

EXPLICATION DES FIGURES.

Tous les dessins furent exécutés d'après des observations avec la combinaison optique ZEISS, *obj. immers. ouv. num.* 1.30, *dist. focale* 1.5, *et oculaire compens.* 18 = *grossiss. lin.* × 3000.

La projection fut faite un peu au-dessus du niveau de la platine; l'échelle reproduite en tête de la planche rend compte de la valeur des dimensions. Les dessins **35** *à* **41** *furent réduits de moitié.*

Nous avons fait suivre l'explication de chaque figure de l'indication de la méthode employée : S. A. (sublimé-alcool), Bo. (BOUIN), *Bd.* (BENDA *pendant* 24 *heures). — G. (coloration de* GIEMSA). *H. R. C. (coloration de* HEIDENHAIN *et rouge Congo).*

FIG. **1.** Premier stade de transformation du mérozoïte après sa pénétration dans la cellule-hôte. Stade indifférencié. S. A — G.

FIG. **2.** Stade indifférencié, montrant le noyau coiffé du corps falciforme et un granule chromatique. S. A. — G.

FIG. **3.** Idem, montrant en plus des granules métachromatiques. S. A. — G.

FIG. **4.** Première division, étirement du caryosome à vacuole dans la cavité nucléaire. Dans le protoplasme corps falciforme et granule chromatique. Bo. — G.

FIG. **5.** Idem, dans le protoplasme corps falciforme et granules métachromatiques. Bo. — G.

FIG. **6.** Première division nucléaire, caryosome très allongé incurvé. Bo. — H. R. C.

FIG. **7.** Première division, étranglement du caryosome. Bo. — H. R. C.

FIG. **8.** Secondes divisions nucléaires. Bo. — G.

FIG. **9.** Stade de repos nucléaire, dans le protoplasme corps falciforme, granules chromatiques et granules métachromatiques. S. A. — G.

FIG. **10.** Divisions nucléaires; deux caryosomes-filles sur le point de se séparer. Bo. — H. R. C.

FIG. **11.** Divisions nucléaires; deux caryosomes-filles sur le point de se séparer sont entourés de la chromatine périphérique du noyau; deux autres noyaux à peine séparés formés d'un caryosome et de chromatine périphérique; deux autres encore, au repos, caryosome dans un alvéole clair un peu colorable. Bd. — H. R. C.

FIG. **12.** Stade indifférencié (microgamétocyte ou schizonte) à quatre noyaux au repos. S. A. — G.

FIG. **13.** Microgamétocyte à nombreux noyaux au repos. S. A. — G.

FIG. **14.** Idem. S. A. — G.

FIG. **15.** Idem, noyaux en division. Bo. — H. R. C.

FIG. **16.** Microgamétocyte à nombreux noyaux périphériques. Enclaves protoplasmiques diverses avec plage claire colorable en rouge orange. S. A. — G.

FIG. **17.** Idem, plus avancé. S. A. - G.

FIG. **18.** Noyaux de microgamètes périphériques, montrant un granule et un corps virguliforme. S. A. — G.

FIG. **19.** Idem, condensation plus forte du noyau. S. A. — G.

FIG. **20.** Macrogamète jeune. Le protoplasme possède le corps falciforme, des sphérules chromatiques et des grains métachromatiques. S. A. — G.

FIG. **21.** Idem, stade plus avancé, dans le protoplasme vacuole claire, coiffée du corps falciforme. S. A. — G.

FIG. **22** à **25.** Accroissement du macrogamète, disparition progressive des enclaves. S. A. — G.

FIG. **26.** Macrogamète. Protoplasme clair, granules éosinophiles inclus dans deux alvéoles. S. A. — G.

FIG. **27.** Macrogamète. Éparpillement des granules éosinophiles. S. A. — G.

FIG. **28.** Schizonte ou microgamétocyte. S. A. — G.

FIG. **29.** Schizonte. Noyaux petits peu colorables, fragmentation des enclaves dans le protoplasme, apparition des lacunes dans le protoplasme. S. A. — G.

FIG. **30.** Schizonte. protoplasme chromatique lacuneux, noyaux en division. Bd. — H. R. C.

FIG. **31.** Schizonte. S. A. — G.

FIG. **32.** Schizonte, début d'individualisation des mérozoïtes. S. A. — G.

FIG. **33.** Schizonte à mérozoïtes achevés. Bd. — H. R. C.

FIG. **34.** Mérozoïte isolé. S. A. — G.

FIG. **35.** Kyste sporal jeune. Sur le vivant. Échelle réduite de $\frac{1}{2}$.

FIG. **36.** Condensation du protoplasme. » »

FIG. **37.** Le protoplasme ramassé en sphère. » »

FIG. **38.** Première division. Points réfringents dans la membrane kystique. Sur le vivant. Échelle réduite de $\frac{1}{2}$.

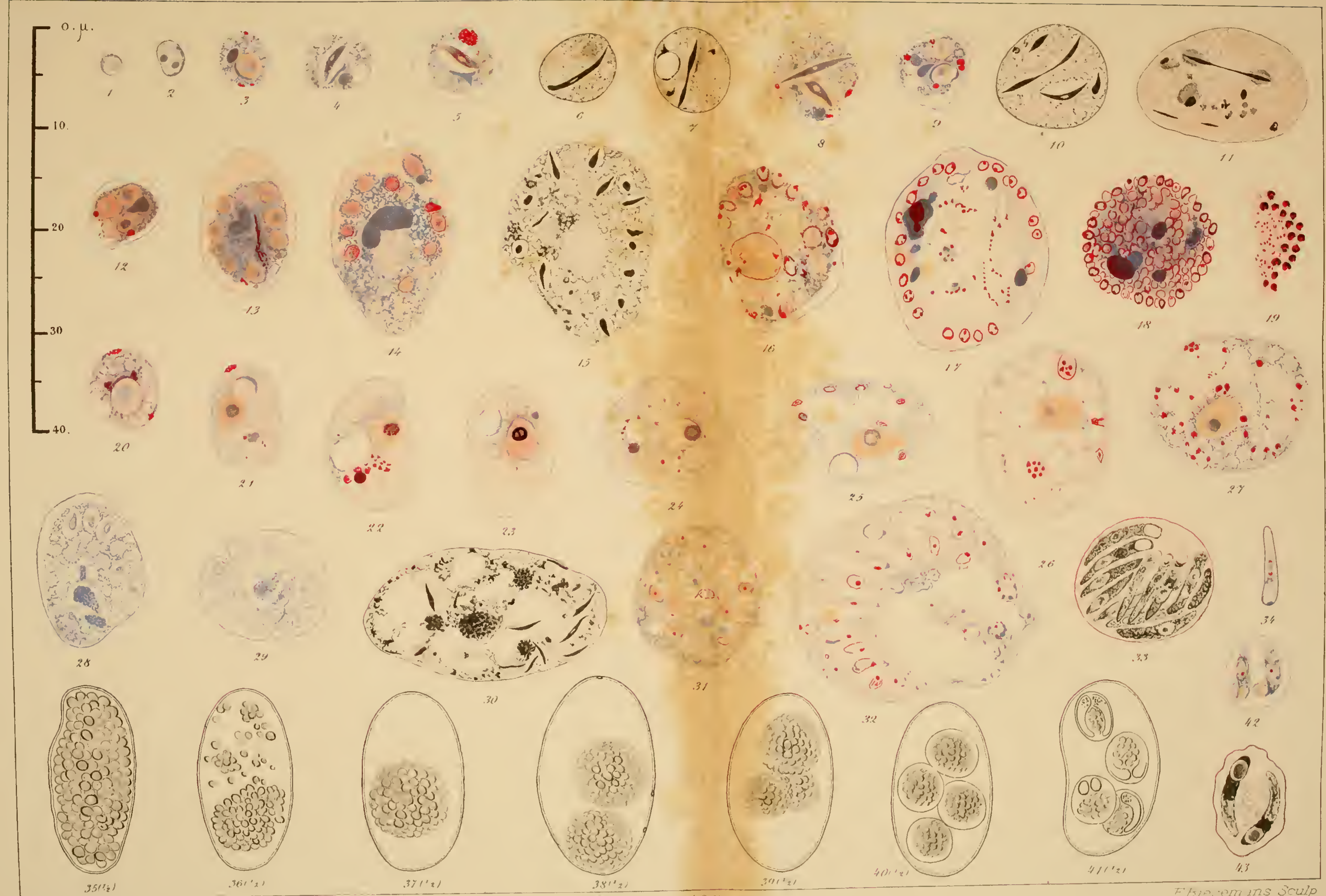
FIG. **39.** Stade à trois sphères protoplasmiques. Sur le vivant. Échelle réduite de $\frac{1}{2}$.

FIG. **40.** Stade à quatre sporoblastes à membrane propre. Sur le vivant. Échelle réduite de $\frac{1}{2}$.

FIG. **41.** Kyste sporal à quatre spores, montrant chacun deux sporozoïtes et une masse de déchet. Sur le vivant. Échelle réduite de $\frac{1}{2}$.

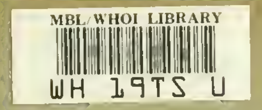
FIG. **42.** Spore à deux sporozoïtes. S. A. — G.

FIG. **43.** Spore à deux sporozoïtes et masse de déchet. Bo. — H. R. C.



P. Debaisieux ad nat. del. Lith. H. Jacob St Gilles-Brux. F. Biesemans Sculp.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XXIX.


MBL/WHOI LIBRARY
WH 19TS U

